PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

46. BAND, 3. HEFT

MIT 69 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 29. OKTOBER 1955)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1955

Planta (Berl.)

Preis DM 29.60

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland*, *H. Winkler*. Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Otto Renner*, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67*.

Springer-Verlag
Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 27901

46. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 3. Heft

Seite

Bühnemann, F., Das endodiurnale System der Oedogoniumzelle. IV. Mitteilung. Die Wirkung verschiedener Spektralbereiche auf die Sporulations- und Mitoserhythmik. Mit 17 Textabbildungen 227

Libbert, E., Die Hydrolyse des „Korrelationshemmstoffes" zu Auxin. Mit 1 Textabbildung 256

Prell, H., Die Wasserbilanz plasmolysierter Protoplasten. Mit 6 Textabbildungen 272

Troll, W., und H.-J. Meyer, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifazialer Blattstrukturen. Mit 45 Textabbildungen 286

Planta, Bd. 46, S. 227—255 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Justus Liebig-Hochschule Gießen
und dem Botanischen Institut der Universität Bonn.

DAS ENDODIURNALE SYSTEM DER OEDOGONIUMZELLE.

IV. Mitteilung.
DIE WIRKUNG VERSCHIEDENER SPEKTRALBEREICHE AUF DIE SPORULATIONS- UND MITOSERHYTHMIK.

Von

FRITZ BÜHNEMANN.

Mit 17 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Juni 1955.)

Das endodiurnale System der Oedogoniumzelle ist durch Licht nachhaltig und intensiv zu steuern, stärker als beispielsweise durch Temperatureinflüsse (BÜHNEMANN 1955a und c). Um die Steuerung durch Licht eingehender zu untersuchen, insbesondere um Aussagen über das auf die Beleuchtungsverhältnisse unmittelbar reagierende Teilsystem (= Photoperzeptorsystem) zu gewinnen, soll versucht werden, die folgenden Fragen zu beantworten: Wie reagiert das endodiurnale System auf verschiedene Spektralbereiche und durch welche Versuchsanordnungen kann der Einfluß der Spektralbereiche gemessen und miteinander verglichen werden? Was kann aus diesen und früher gewonnenen Ergebnissen über das lichtabsorbierende System ausgesagt werden?

Um die Lichtwirkung in Zellen verschiedenen Entwicklungszustandes zu prüfen, wurde das Verhalten der Zellen zusätzlich mit einer zweiten Testreaktion — der Mitosetätigkeit — untersucht. Diese Reaktion bietet den Vorteil, daß mit ihr die Zellen sowohl im Licht als auch im Dunkeln getestet werden können.

Die hier mitgeteilten Befunde sind als ein erster, orientierender Ansatz für die weitere Untersuchung der Lichtsteuerung rhythmischer Vorgänge in Oedogonium zu werten.

A. Experimenteller Teil.

I. Methodisches.

1. Allgemeines. Die Untersuchungen wurden mit Kulturen eines ♀ Stammes von *Oedogonium cardiacum* WITTR. durchgeführt; die Kultur der Alge ist bereits beschrieben worden (BÜHNEMANN 1955a). Die Algen wurden ausschließlich mit Kunstlicht (Philips-Argenta-Lampen, 100 bzw. 60 Watt) im 12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel beleuchtet. Die Beleuchtungsstärke in Höhe der Kulturen betrug durchschnittlich 700 Lux [abgekürzte Schreibweise, in der die Dunkelzeiten (21—9 Uhr) *kursiv* gedruckt sind: 12:*12* (*21—9*) (700 Lux)]. Alle Versuche wurden bei 25° C ± maximal 0,5° C (in Wasserthermostaten) durchgeführt.

2. Sporenbildung. Die Sporenbildung wurde nach der beschriebenen Methode (BÜHNEMANN, 1955a) untersucht, sie fand stets im schwachen Dauerlicht statt. Falls es nicht anders vermerkt ist, wurden die Deckgläser alle 3 Stunden ausgewechselt; die auf ihnen ausgekeimten Zoosporen wurden unter dem Mikroskop sorgfältig gezählt.

Für die Sporulationsversuche wurden mit Speicherstoffen reich versehene Zellen aus über 7 Wochen alten Kulturen herangezogen, die einen geringen Stoffwechsel erwarten ließen, so daß Nebenwirkungen des Lichtes auf hier nicht interessierende, jedoch ebenfalls lichtabhängige Stoffwechselvorgänge möglichst klein waren. Bei den benutzten Einsaatdichten von durchschnittlich $1 \cdot 10^5$ bis $3 \cdot 10^5$ Zellen pro Sporulationsgefäß sporulieren nicht mehr als 10% der eingesäten Zellen.

Die Sicherheit der quantitativen Aussagen wurde mit Hilfe der Varianzanalyse festgestellt (vgl. POST 1952).

3. Mitose. Die Mitosetätigkeit wurde an 7—14 Tage alten Kulturen untersucht. Die mittlere Mitosehäufigkeit im Mitosemaximum beträgt bei den 14 Tage alten Kulturen durchschnittlich 5%, bei den 7 Tage alten Kulturen kann sie 30% übersteigen.

Für die Fixierung in Alkohol-Eisessig (3:1) wurden in 2-stündigen Abständen Fadenbüschel aus den Kulturen entnommen; Einzelheiten über den Zeitpunkt der Fixierung werden bei der Versuchsbeschreibung angegeben. Die Zellen wurden nach der Karminessigsäure-Methode (GEITLER 1949) gefärbt. Da bei den Oedogoniumzellen die Kernteilung mit einer auffälligen, die Zellteilung einleitenden Ringbildung verbunden ist (vgl. GEMEINHARDT 1939), konnte Anfang und Ende der Mitose gut erkannt werden. Beim Auszählen wurde der Beginn der Mitose mit dem sichtbaren Auftreten des „Ringes" gleichgesetzt, denn der Ring wird mit dem Einsetzen der frühen Prophase sichtbar (vgl. auch KRETSCHMER 1930 und TSCHERMAK 1943). Das gewöhnlich, vor allem in stärkehaltigen Zellen, schlecht erkennbare Einsetzen der Prophase konnte damit an einem gut sichtbaren Merkmal schärfer definiert werden. Das Ende der Telophase wurde am Verhalten der beiden Tochterkerne abgegrenzt. Das Stadium der im Zell-Lumen weit voneinander entfernt liegenden Tochterkerne wurde nicht mehr zur Mitose gezählt. Über Einzelheiten der Mitose von Oedogonium vgl. TSCHERMAK (1943) und die dort zitierte Literatur. Von jeder Fixierung wurden, wenn nicht anders erwähnt, 500 Fadenzellen auf ihr Mitoseverhalten untersucht. Die Zellen wurden nicht fadenweise, sondern nach ihrer zufälligen Verteilung im Gesichtsfeld des Mikroskopes untersucht; Vergrößerung 450mal.

4. Filter. Für die Bestrahlungsversuche mit gefiltertem Licht wurden folgende Filtergläser der Firma Schott und Gen. Landshut benutzt: BG12 (blau), VG9 (grün), GG14 (gelb), OG2 (orange), RG1 (rot); Schichtdicke 2 mm, Kantenlänge 10 cm. In Abb. 1 sind die Durchlässigkeitskurven der Filtergläser zusammengestellt.

Als Lichtquelle diente eine wassergekühlte 150 Watt Klarglas-Allgebrauchslampe der Firma Osram AG. Der Wassermantel war im Mittel 2 cm dick, die Wassertemperatur der Lampenkühlung betrug durchschnittlich 20° C. Daten über die Energieausstrahlung der Lampentypen gibt WELS (1941)[1]. Die Filtergläser wurden mit Hilfe einer Thermosäule[2] und unter Zwischenschaltung des Filters BG19 (3 mm dick) auf gleiche Energiedurchlässigkeit im sichtbaren Spektralbereich geeicht. Beim Eichvorgang und in den Versuchen wurde die gleiche Bestrahlungs-

[1] Die Literatur wurde in dankenswerter Weise von der Osram AG. genannt.

[2] Die Thermosäule mit einem passenden Spiegelgalvanometer wurde für die Eichmessungen vom Physikalischen Institut der Justus Liebig-Hochschule zur Verfügung gestellt, wofür herzlichst gedankt sei.

anordnung benutzt. Das Filter BG19 absorbiert die Ultrarotstrahlung und ist nur für die im langwelligen UV und sichtbaren Spektralbereich von der Lichtquelle ausgestrahlte Energie durchlässig (Abb. 1). Die Abgrenzung gegen das UV geschieht durch die bei etwa 300 mμ aufhörende Energieausstrahlung der Lichtquelle. Der Abstand Thermosäule—Lichtquelle wurde unter Zwischenschaltung der verschiedenen Filtergläser variiert bis der Galvanometerausschlag gleich dem Eichwert war. Als Eichwert diente der Galvanometerausschlag bei demjenigen Abstand der Thermosäule von der Lichtquelle (wobei nur das Filter BG19 zwischengeschaltet war), bei dem ein Luxmeter der Firma Dr. B. Lange, Berlin, ohne

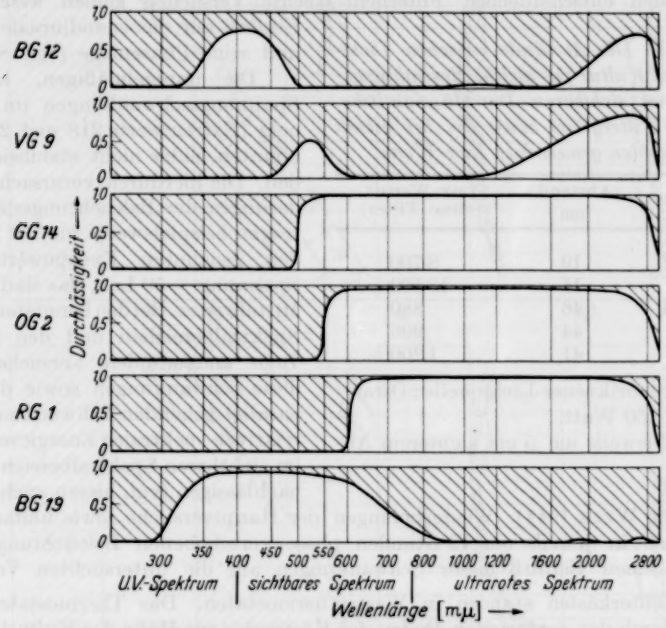


Abb. 1. Durchlässigkeitskurven der benutzten Filtergläser (nach dem Filter-Katalog der Firma Schott und Gen. Landshut).

vorgesetztes Filter eine Beleuchtungsstärke von 750 Lux angezeigt hatte. Auf diese Weise wurde für alle Filter der Abstand zwischen Thermosäule und Lichtquelle bestimmt sowie die für diesen Abstand gefundenen Luxmeterwerte ohne Filter (Tabelle 1). Letztere Maßnahmen war notwendig, weil die Lichtquellen altern, d. h. der Strahlungsfluß mit zunehmender Betriebsdauer abnimmt und die Entfernung somit entsprechend verkürzt werden muß; wegen der Breite der herausgefilterten Spektralbereiche ist die, mit dem Altern der Lichtquelle verbundene Änderung der spektralen Energieverteilung zu vernachlässigen (vgl. Wels 1941).

In den Versuchen wurden die Filtergläser ohne das BG19-Filter benutzt, waren also nach Maßgabe ihrer Durchlässigkeitswerte sowie der vom Kühlmantel nicht absorbierten Ultrarotstrahlung für diese Strahlung durchlässig. Wie durch geeignete Versuche zu zeigen ist, hat die Ultrarotstrahlung keinen steuernden Einfluß auf das endodiurnale System der Zellen, so daß die hier benutzte Anordnung den Anforderungen genügte.

Die Kulturgefäße (100 cm³ Erlenmeyer-Kolben aus Jenaer Geräteglas, gefüllt mit 20—30 cm³ Kulturlösung) wurden in den gemessenen Abständen von der

Lichtquelle aufgestellt. Die Gefäße standen während der Versuchsdauer in lichtdichten, innen weiß lackierten Filterkästen (13 cm breit, 14 cm lang und 16 cm hoch), deren eine Längswand abgeschrägt war und durch ein Filterglas eingenommen wurde; jeweils 2 Gefäße hatten in einem Kasten Platz. Aus arbeitstechnischen Gründen wurden 4 oder 5 Filterkästen gleichzeitig benutzt und von einer Lichtquelle bestrahlt. Die Lichtquelle wurde etwa 10 cm erhöht angebracht und strahlte dadurch weitgehend senkrecht auf die Filter und Wandungen der Kulturgefäße. Die Reflexionsverluste wurden auf diese Weise möglichst klein gehalten. Sogar eine außerordentlich starke Veränderung der Beleuchtungsstärke (Faktor 25!) hat in den entscheidenden Filterlicht-Wechsel-Versuchen keinen wesentlichen Einfluß auf das endodiurnale System und seine Phasenlage (vgl. S. 240).

Tabelle 1. *Die Abstände zwischen Lichtquelle und Kultur für gleiche Bestrahlungsstärken im sichtbaren Durchlässigkeitsbereich der Filtergläser sowie die bei diesen Abständen gemessenen Lux-Werte.*

Filterglas	Abstand[1] cm	Lux-Werte[2] (ohne Filter)
BG12	19	8700
VG9	15	18500
GG14	46	880
OG2	44	990
RG1	41	1200

[1] Bei fabrikneuer Lichtquelle; Osram-Klarglas 150 Watt.

[2] Bei jeweils um 5 cm kleinerem Abstand.

Die unregelmäßigen, täglichen Spannungsschwankungen im Stromnetz (Extremwerte 218 und 232 Volt) konnten leider nicht stabilisiert werden. Die hierdurch verursachten Änderungen der Beleuchtungsstärke betragen beispielsweise für 700 Lux bei den genannten Extremwerten der Spannung ± 50 Lux, das sind 7% des Mittelwertes. Bei den benutzten breiten Spektralbereichen und den mehrere Tage andauernden Versuchen sind diese Schwankungen sowie die ihnen parallel gehenden Schwankungen der relativen spektralen Energieverteilung im sichtbaren Spektralbereich zu vernachlässigen (vgl. hierzu auch die Angaben von WELS 1941). Wiederholungen der Hauptversuche sowie umfangreiche Kontrollen in jeweils um 12 Stunden phasenverschobenen Beleuchtungszyklen zeigten keinen Einfluß dieser Schwankungen auf die untersuchten Vorgänge.

Die Filterkästen standen in Wasserthermostaten. Das Thermostatenwasser konnte durch den perforierten Boden der Kästen bis zur Höhe der Kulturlösungen eindringen, wodurch eine Temperaturerhöhung in den bestrahlten Kulturen vermieden wurde. Die Algen wurden in lockeren Watten beleuchtet und mehrmals täglich leicht geschüttelt. Die Dauer und Periodizität der Bestrahlung sind im einzelnen angegeben.

Im folgenden werden die verschiedenen Spektralbereiche mit der Bezeichnung des Filterglases benannt; ungefiltertes Licht wird der Einfachheit halber und entsprechend dem üblichen Gebrauch (jedoch nicht völlig korrekt) mit „Weiß"licht bezeichnet.

5. Darstellung der Kurven. Die Sporulationskurven werden zum Teil in vereinfachter Darstellung gebracht, indem nur die Phasenlage der Sporulationsmaxima angegeben wird (vgl. BÜHNEMANN 1955a). Zur Orientierung ist in den graphischen Darstellungen der Ergebnisse aus den Filterlicht-Wechsel-Versuchen diejenige Tageszeit durch einen breiten schwarzen Strich unterhalb der Abszisse markiert, in der die Zellen vorher mit dem wie Dunkelheit auf die Phasenlage des endodiurnalen Systems wirkenden Spektralbereich bestrahlt wurden. Die Anzahl der Parallelen (n) ist im einzelnen angegeben.

II. Ergebnisse

1. Sporulationsrhythmik.

a) Lage der Sporulationsmaxima nach Aufenthalt im 12-stündigen Filterlicht-Dunkel-Wechsel. In mehreren Versuchen wurde die Sporulation nach 3-tägigem Aufenthalt im 12:*12 (21—9)* Filterlicht-Dunkel-Wechsel geprüft. Die Kulturen kamen entweder direkt aus den normalen

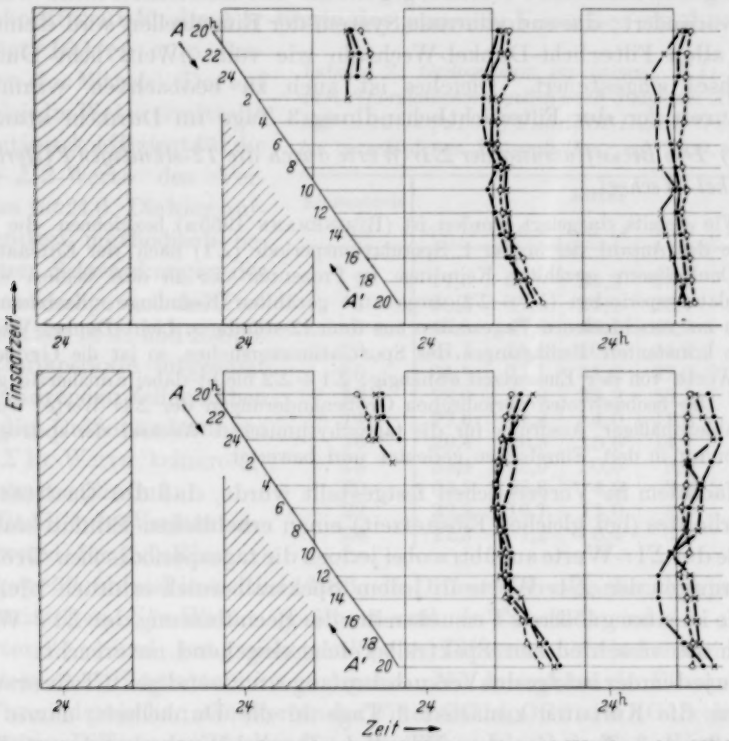


Abb. 2. *Oedogonium cardiacum.* Lage der Sporulationsmaxima 10 Wochen alter Kulturen nach 3-tägigem Aufenthalt in 12-stündigen Filterlicht-Dunkel-Wechseln und dem „Weiß"-licht-Dunkel-Wechsel (Kontrolle) bei verschiedenen Einsaatzeiten (AA'); $n = 2$.

2a	2b	
12:*12* (BG12:*21—9*)	12:*12* (GG14:*21—9*)	× — ×
12:*12* (VG9:*21—9*)	12:*12* (OG2:*21—9*)	● — ●
12:*12* (weiß:*21—9*)	12:*12* (RG1:*21—9*)	○ – – ○

Anzuchtbedingungen oder befanden sich vor der Filterlichtbehandlung 3 Tage im Dunkeln. Die Einsaat in die Sporulationsgefäße erfolgte zu verschiedenen Tageszeiten (in 2-stündigen Abständen). Die Bedingungen in den Sporulationsgefäßen waren für alle Einsaaten gleich.

Abb. 2 zeigt das Ergebnis eines Versuches, in dem die Kulturen direkt aus den Anzuchtbedingungen in die Filterlicht-Dunkel-Wechsel

kamen. Nach 3 Tagen wurden sie in die Sporulationsgefäße eingesät. Angegeben sind die Phasenlagen der meist „sehr gut" und mindestens „gut" ausgeprägten Sporulationsmaxima (vgl. BÜHNEMANN 1955a). Die Sporenbildung nach Aufenthalt im normalen „Weiß"licht-Dunkel-Wechsel dient als Kontrolle.

Die Phasenlage der Sporulationsmaxima wird durch die vorausgegangenen Filterlicht-Wechsel gegenüber den Kontrollen nicht wesentlich verändert; das endodiurnale System der Einzelzellen wird demnach von allen Filterlicht-Dunkel-Wechseln wie vom „Weiß"licht-Dunkel-Wechsel eingesteuert. Gleiches ist auch zu beobachten, wenn die Kulturen vor der Filterlichtbehandlung 3 Tage im Dunkeln standen.

b) Die Beeinflussung der $\Sigma 1r$-Werte durch die 12-stündigen Filterlicht-Dunkel-Wechsel.

Wie bereits dargelegt worden ist (BÜHNEMANN 1955a) bezeichnen die $\Sigma 1r$-Werte die Anzahl der in der 1. Sporulationsperiode ($\Sigma 1$) nach der Einsaat auf den Deckgläsern gezählten Keimlinge in Prozenten der in den beiden ersten Sporulationsperioden ($\Sigma 1 + \Sigma 2$) insgesamt gezählten Keimlinge. Kommen die Zellen zu verschiedenen Tageszeiten aus dem 12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel in die konstanten Bedingungen des Sporulationsversuches, so ist die Größe der $\Sigma 1r$-Werte von der Einsaatzeit abhängig; $\Sigma 1 + \Sigma 2$ bleibt dabei annähernd gleich groß. Die beobachteten periodischen Größenänderungen der $\Sigma 1r$-Werte wurden als zahlenmäßiger Ausdruck für die tagesrhythmischen Wechsel der sporogenen Stimmung in den Einzelzellen gedeutet und bewertet.

Nachdem in Vorversuchen festgestellt wurde, daß die Qualität des Filterlichtes (bei gleicher Einsaatzeit) einen erheblichen Einfluß auf die Größe der $\Sigma 1r$-Werte ausübt, wobei jedoch die tagesperiodischen Größenänderungen der $\Sigma 1r$-Werte in jedem Spektralbereich erhalten bleiben, wurde in einer größeren Versuchsreihe die Beeinflussung der $\Sigma 1r$-Werte durch die verschiedenen Spektralbereiche eingehend untersucht.

Zu jedem der infolge des Versuchsumfanges notwendigen 4 Teilversuche kamen die Kulturen zunächst 3 Tage in die Dunkelheit, daran anschließend 3 Tage in den Filterlicht-Dunkel-Wechsel. Am 4. Tage wurden zu verschiedenen Tageszeiten Zellportionen aus den 5 Filterlicht-Dunkel-Wechseln in die Sporulationsgefäße eingesät; für jede Versuchsbedingung 3 Parallelen (= Sporulationsgefäße). Die Einsaatzeiten waren in den Teilversuchen zufallsmäßig wie folgt aufgeteilt:

1. Teilversuch: 10, 14, 18 Uhr,
2. Teilversuch: 2, 6, 20 Uhr,
3. Teilversuch: 8, 9, 12 Uhr,
4. Teilversuch: 16, 22, 24 Uhr.

Innerhalb jeder Einsaatgruppe wurde das Trockengewicht einer zusätzlichen gleichgroßen Einsaatportion bestimmt, so daß die mittlere Einsaatdichte berechnet werden konnte (vgl. BÜHNEMANN 1955a). Die Einsaatdichte im gesamten Versuch lag zwischen $0{,}9 \cdot 10^5$ und $1{,}6 \cdot 10^5$ Zellen, der Mittelwert war $1{,}23 \cdot 10^5$.

Weil die Sporulationsrhythmik durch die Filterlicht-Dunkel-Wechsel nicht erheblich verschoben oder beeinflußt wird, brauchten die Deckgläser nur alle 6 oder 12 Std — jedoch stets um 24 Uhr! — gewechselt zu werden. Die aus den ermittelten Daten berechneten $\Sigma 1r$-Werte (Mittelwerte) sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die prozentuale Abweichung jedes $\Sigma 1r$-Wertes vom zugehörigen Mittelwert der jeweils 3 Parallelen wurde bestimmt und aus den insgesamt $n = 180$ Einzelwerten der Variationskoeffizient für die $\Sigma 1r$-Werte des gesamten Versuches errechnet; er beträgt 16,1 ($= \sigma$ in Prozenten des Mittels). Der auf die gleiche Weise ermittelte Variationskoeffizient für die $\Sigma 1 + \Sigma 2$-Werte des Versuches ist 24,6. Die hier auftretenden, methodisch bedingten Schwankungen der Einsaatmenge und des Prozentsatzes in 1. und 2. Sporulationsperiode insgesamt sporulierenden Zellen haben auf die Größenänderungen der $\Sigma 1r$-Werte keinen erkennbaren Einfluß.

Tabelle 2. *Oedogonium cardiacum. $\Sigma 1r$-Werte zum Sporulationsverhalten nach 3-tägigem Aufenthalt in 12:12 (21—9) Filterlicht-Dunkel-Wechseln bei verschiedenen Einsaatzeiten; vgl. Text. $n = 3$.*

Einsaatzeit Uhr	Filter				
	BG 12	VG 9	GG 14	OG 2	RG 1
2	71,6	50,9	28,3	37,8	33,6
6	69,4	47,1	21,1	22,7	22,3
8	47,8	47,6	46,2	49,9	50,7
9	61,7	56,1	40,6	44,2	44,9
10	81,1	71,1	51,2	37,0	39,5
12	78,2	56,8	33,2	25,1	22,8
14	77,6	41,8	14,0	11,3	12,0
16	29,4	26,5	15,6	14,1	11,1
18	81,4	48,0	10,5	9,6	12,7
20	65,5	23,8	4,9	3,6	3,6
22	32,8	16,7	11,0	8,9	15,6
24	12,3	7,2	6,4	5,8	4,8

Mit Hilfe der Varianzanalyse wurde für jede Einsaatzeit geprüft, ob und in welchem Maße die Differenzen zwischen den jeweils 5 gemittelten $\Sigma 1r$-Werten gesichert sind. In Tabelle 3 sind die „gesicherten" (+) und „gut gesicherten" (++) Differenzen zwischen den $\Sigma 1r$-Werten eines Einsaattermins angegeben. Mit Ausnahme der Einsaat um 10 Uhr sind zwischen den Werten der Filter GG 14, OG 2 und RG 1 keine gesicherten Differenzen vorhanden. Sie haben also bei dieser Versuchsanordnung die weitgehend gleiche physiologische Wirkung, weichen aber — außer den Einsaatzeiten 8, 9, 16 und 24 Uhr — stark von dem Effekt nach BG 12- und VG 9-Bestrahlung ab. Die Amplitude in den Größenänderungen der $\Sigma 1r$-Werte wird deutlich von der Qualität des vorausgegangenen Filterlicht-Dunkel-Wechsels bestimmt (vgl. Abb. 17). „Weiß"licht (ohne Filter) ähnelt in seiner Wirkung weitgehend der des BG 12- und VG 9-Spektrum, obwohl es das gesamte, von der Lichtquelle emittierte Spektrum umfaßt. Auf Grund dieser Befunde ist ein die Größe der $\Sigma 1r$-Werte hemmender Einfluß des langwelligen Lichtes denkbar, er würde aber durch gleichzeitig gebotene kurzwellige Strahlung ausgeschaltet werden (also im „Weiß"licht). Langwelliges Licht allein (GG 14, OG 2 und RG 1) würde dann die Hemmung der $\Sigma 1r$-Werte deutlich hervortreten lassen.

Die vorausgegangene Filterlichtbehandlung steigert [blau (BG12) und grün (VG9)] oder erniedrigt [gelb (GG14), orange (OG2) und rot (RG1)] die sporogene Stimmung der Zellen zu bestimmten Tageszeiten, so daß durch den stets gleichen sporogenen Reiz bei der Einsaat in die Sporulationsgefäße eine unterschiedliche Zellenzahl sofort nach der Einsaat induziert wird und in der 1. Sporulationsperiode sporuliert. Auffällig ist, wie lange die Filterlicht-Wirkung in den Zellen unter konstanten Bedingungen erhalten bleibt, d. h. also „Spuren" hinterläßt (vgl. BÜHNEMANN 1955c). Ferner ist bemerkenswert, daß nach den Einsaatzeiten 8, 9 und 24 Uhr die $\Sigma 1r$-Werte bei allen Behandlungen gleichgroß sind, auch um 16 Uhr liegen nur geringe Differenzen vor (vgl. Tabelle 2 und Abb. 17). Vor allem nach Bestrahlung mit dem BG12-Spektrum entsteht dadurch eine etwa 8-stündige Rhythmik in der Größenänderung der $\Sigma 1r$-Werte, die auch im entsprechenden „Weiß"licht-Versuch angedeutet wird (BÜHNEMANN 1955a, Abb. 10), desgleichen nach VG9-Bestrahlung. Es scheint, daß mit stärkerem Anteil der kurzwelligen Strahlung die sporogene Stimmung in 8-stündig abwechselnde Teilphasen aufgegliedert wird. Die vorwiegend langwelligen Bereiche (GG14, OG2, RG1 und auch „Weiß"licht) lassen hiervon offenbar vor allem die zu Beginn der Beleuchtungsphase auftretende optimale sporogene Stimmung hervortreten.

Tabelle 3. *Differenzentabelle zu den in Tabelle 2 angegebenen $\Sigma 1r$-Werten. $n = 3$.*

Einsaatzeit Uhr	Filter VG 9	GG 14	OG 2	RG 1	Filter
2	++	++	++	++	BG12
		++	+	+	VG9
6	++	++	++	++	BG12
		++	++	++	VG9
8	keine gesicherten Differenzen				
9					
10	—	++	++	++	BG12
		+	++	++	VG9
			+	—	GG14
12	—	++	++	++	BG12
		+	++	++	VG9
14	++	++	++	++	BG12
		++	++	++	VG9
16	—	++	++	++	BG12
		+	+	++	VG9
18	++	++	++	++	BG12
		++	++	++	VG9
20	++	++	++	++	BG12
		++	++	++	VG9
22	+	++	++	+	BG12
24	keine gesicherten Differenzen				

++ = mit 99% gesicherte Differenz, + = mit 95% gesicherte Differenz, — = ungesicherte Differenz. Mittlerer Fehler des gesamten Versuches = 4,3%.

Um aufzuklären, ob der aus diesem Ergebnis zu erschließende hemmende Effekt des langwelligen Lichtes nur infolge Fehlens einer stimulierend wirkenden kurzwelligen Strahlung vorgetäuscht wird oder tatsächlich vorhanden ist, sollen weitere Ergebnisse angeführt werden.

c) Der stimulierende Einfluß von Blaulicht (BG12) auf die Sporenbildung. Werden die Algenfäden in den alten, hemmstoffreichen Kulturlösungen mit verschiedenen Spektralbereichen bestrahlt — sei es im Licht-Dunkel-Wechsel oder im Dauerlicht —, so setzt hauptsächlich während der Bestrahlung mit dem vom BG12-Filter durchgelassenen Spektrum bereits in den alten Kulturlösungen eine relativ starke Sporenbildung ein. Im Grünlicht (VG9) ist der Effekt sehr schwach vorhanden; in allen anderen Spektralbereichen fehlt er. Experimentell konnte die Erklärungsmöglichkeit ausgeschaltet werden, daß durch Blaulicht der Sporulationshemmstoff in den Kulturlösungen zerstört wird (vgl. Bühnemann 1955d), denn innerhalb des in Frage kommenden Versuchszeitraumes wird der Hemmstoff durch BG12-Licht nicht inaktiviert. Es bleibt somit nur die Annahme übrig, daß die sporogene Stimmung der Zellen durch kurzwelliges Licht so stark aktiviert wird, daß zumindest ein Teil der Zellen vom Hemmstoff nicht mehr an der Sporulation gehindert werden kann. Die Sporulationsrhythmik ist unverändert. Auf Grund dieser Beobachtung ist anzunehmen, daß allein das kurzwellige Licht auf die sporogene Stimmung, die eng mit den rhythmischen Stoffwechselvorgängen verbunden sein dürfte, wesentlich wirkt. Der langwellige Ultrarotteil des BG12-Spektrums kann keine Wirkung haben, da er in allen anderen Spektralbereichen ebenfalls enthalten ist.

d) Der Einfluß von Filter-Dauerlicht auf die Sporulationsrhythmik. Das Sporulationsverhalten wurde nach 2, 4, 8 und 11 Tagen Dauerlichtaufenthalt untersucht. Die Einsaatdichten wurden nicht bestimmt. Im Blaulicht (BG12, Abb. 3) werden die Zellen nach längerer Dauerbestrahlung (8 Tage) so geschädigt, daß sie erst nach 2-tägigem Aufenthalt im Sporulationsgefäß teilweise wieder sporulieren können, dann jedoch synchron und ohne große Phasenverschiebung.

Im gelben Licht (GG14, Abb. 4) werden die Zellen, ähnlich wie im „Weiß"licht (vgl. Bühnemann 1955a), nach wenigen Tagen desynchronisiert, eine Sporulationsrhythmik der Kulturen ist dann nicht mehr zu erkennen.

Im orangefarbenen Licht (OG2, Abb. 5) bleibt die Rhythmik über den ganzen Versuchszeitraum erhalten, wobei jedoch — im Gegensatz zum BG12-Licht — die Hemmung der Sporenbildung nach längerem Dauerlichtaufenthalt fehlt. Dementsprechend nimmt auch die Sporulationsintensität nicht im gleichen Maße ab. Rotes (RG1-)Licht wirkt genauso.

Bemerkenswert ist die Beobachtung, daß die Zellen in allen Spektralbereichen (auch „Weiß"licht) ausbleichen mit Ausnahme des blauen BG12-Lichtes, in dem sie über den ganzen Versuchszeitraum ihre grüne Farbe behalten.

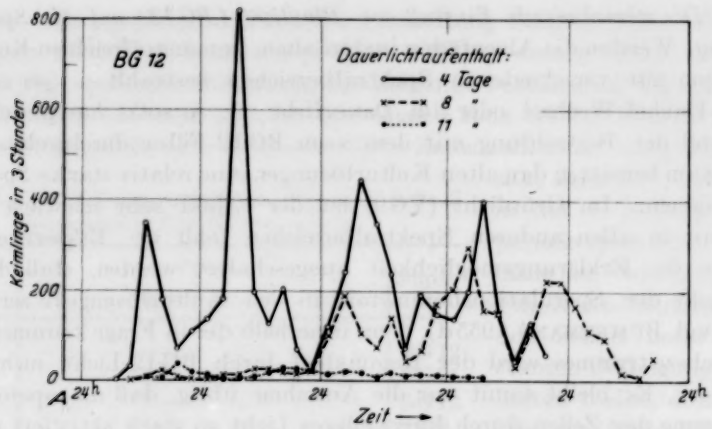


Abb. 3.

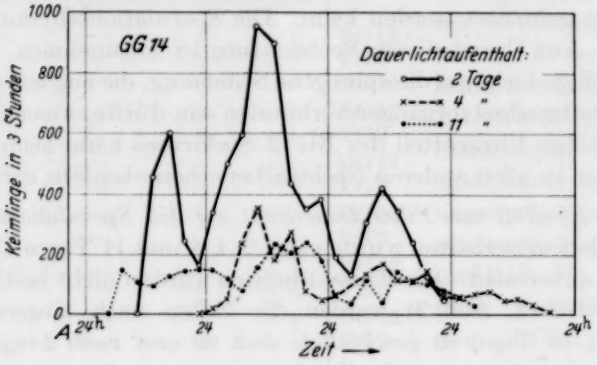


Abb. 4.

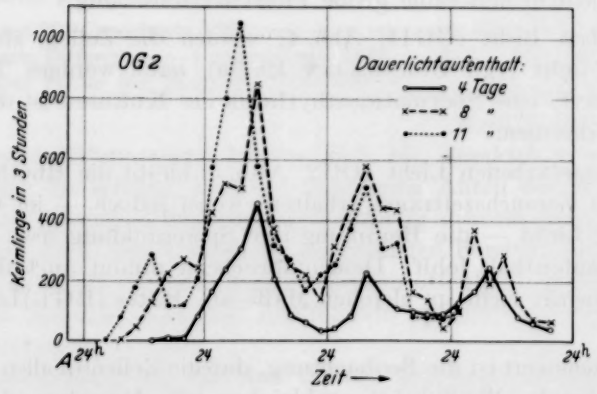


Abb. 5.

Abb. 3—5. ***Oedogonium cardiacum.*** **Sporenbildung 12 Wochen alter Kulturen nach 2- bis 11-tägiger Dauerbeleuchtung mit verschiedenen Spektralbereichen. Einsaatzeit (A) 21 Uhr; $n = 2$.**

Auch hier macht sich die unterschiedliche Wirkung des kurzwelligen und langwelligen Lichtes bemerkbar. Kurzwelliges Licht (BG12), das die Sporulation zunächst stimuliert, hemmt sie nach längerer Einwirkung ohne jedoch das endodiurnale System in den noch sporulationsfähigen Zellen erkennbar zu beeinflussen (vgl. Abb. 3). Langwelliges Dauerlicht (OG2 und RG1) beeinflußt die Sporenbildung und das endodiurnale System der Zellen am wenigsten. Hat das langwellige Licht einen stärkeren kurzwelligen Anteil („Weiß"licht und GG14), so werden die Zellen bald desynchronisiert, d. h. die Sporulationsrhythmik der Kulturen geht schnell verloren (vgl. hierzu die Beobachtungen von ENGEL und FRIEDERICHSEN (1951) über die Guttation in spektral verschiedenem Dauerlicht).

In weiteren Versuchen wurde nach 5-tägiger Dauerlichtbehandlung mit den genannten Spektralbereichen die Sporenbildung zu verschiedenen Einsaatzeiten untersucht. Nach Blaulichtbestrahlung (BG12) wird die Lage der Sporulationsmaxima von der Einsaatzeit (als Zeitgeber) weniger beeinflußt als nach GG14-, OG2- und RG1-Bestrahlung.

e) Die Sporulationsrhythmik nach Aufenthalt in 12-stündigen Filterlicht-Wechseln. Mit den verfügbaren Spektralbereichen wurden Kulturen 3 Tage lang auf folgende Weise bestrahlt: z. B. von 9 bis 21 Uhr mit Blaulicht (BG12) und von 21 bis 9 Uhr mit Grünlicht (VG9). Die vereinfachte Bezeichnung für einen derartigen Beleuchtungszyklus lautet 12:12 (BG12:VG9), wobei das von 9 bis 21 Uhr benutzte Filterlicht zuerst angeführt wird. Auf diese Art wurde jedes Filter mit allen anderen kombiniert, außerdem mit ungefiltertem „Weiß"-licht von 750 Lux — z. B. 12:12 (GG14:weiß) — und schließlich zur Kontrolle mit Dunkelheit — z. B. 12:*12* (RG1:*21—9*). Ferner wurden zur weiteren Kontrolle jeweils Teilkulturen gleichzeitig mit denselben, zeitlich aber umgekehrten, also um 12 Stunden phasenverschobenen Beleuchtungswechseln bestrahlt (I und II). Insgesamt wurden alle 42 Kombinationsmöglichkeiten untersucht. Eine Einsteuerung von 3 Tagen in diesen Zyklen genügte, um anschließend die Phasenlage der Sporulationsmaxima in Abhängigkeit vom vorausgegangenen Beleuchtungszyklus untersuchen zu können. Die Deckgläser in den Sporulationsgefäßen wurden alle 3 Stunden ausgewechselt. Die Einsaatdichte wurde nicht bestimmt.

Werden die Spektralbereiche mit „Weiß"licht kombiniert (Abb. 6), so wirkt „weiß" gegenüber Dunkelheit, BG12- und VG9-Licht (a—c) wie eine Lichtphase auf die Lage der Sporulationsmaxima, gegenüber GG14-, OG2- und RG1-Licht (d—f) jedoch wie eine Dunkelphase. BG12-Licht wirkt gegenüber allen anderen Spektralbereichen wie Dunkelheit (Abb. 7). Hingegen wirkt OG2- und RG1-Licht (Abb. 8) in Kombination mit allen

anderen Spektralbereichen wie die Lichtphase eines Licht-Dunkel-Wechsels auf die Lage der Sporulationsmaxima. Das VG9- und GG14-Spektrum ordnen sich in dem Sinne ein, daß sie gegenüber der Beleuchtungs-

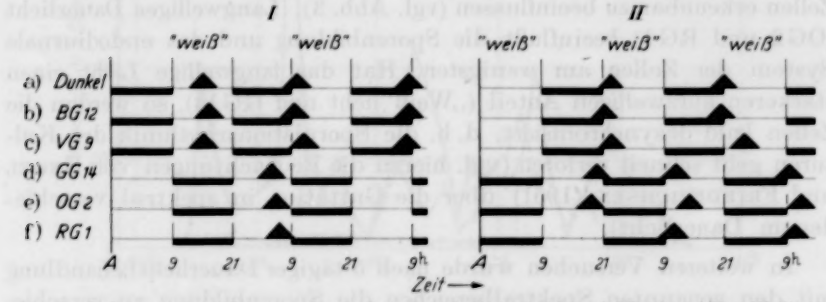


Abb. 6. *Oedogonium cardiacum*. Lage der Sporulationsmaxima 8 Wochen alter Kulturen nach 3-tägigem Aufenthalt in 12-stündigen „Weiß"licht-Dunkel-Wechseln (a) und „Weiß"-licht-Filterlicht-Wechseln (b—f). Einsaatzeit (A) 21 Uhr; $n = 2$.

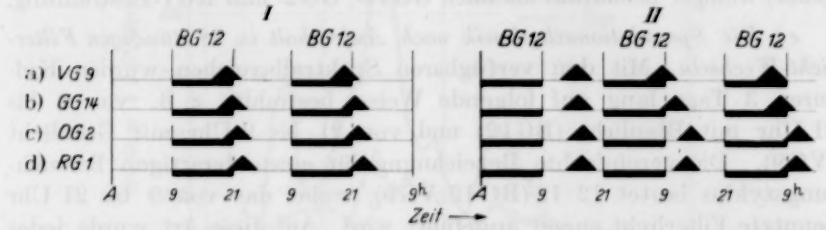


Abb. 7. *Oedogonium cardiacum*. Lage der Sporulationsmaxima 8 Wochen alter Kulturen nach 3-tägigem Aufenthalt in 12-stündigen Filterlicht-Wechseln. Alle Kombinationen mit BG12, sonst wie Abb. 6.

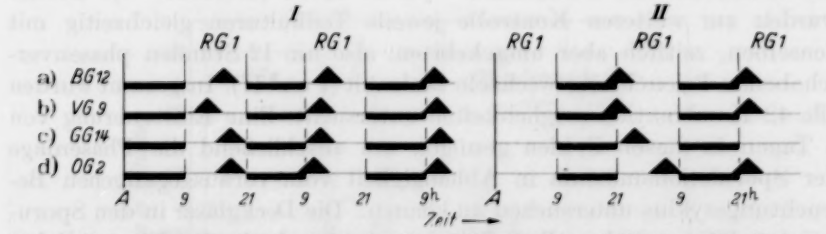


Abb. 8. *Oedogonium cardiacum*. Lage der Sporulationsmaxima 8 Wochen alter Kulturen nach 3-tägigem Aufenthalt in 12-stündigen Filterlicht-Wechseln. Alle Kombinationen mit RG1, sonst wie Abb. 6.

phase mit dem größeren Anteil an kurzwelliger Strahlung wie die Lichtphase, gegenüber derjenigen mit dem geringeren Anteil wie die Dunkelphase auf das endodiurnale System der Zellen wirken (Abb. 15 und 16). Zum Vergleich mit den entsprechenden Mitoseversuchen sowie zur Veranschaulichung des gemessenen Sporulationsverhaltens sind für diese Teil-

versuche die Sporulationskurven ausgezeichnet. In allen Einzelversuchen ist die Rhythmik meist „sehr stark", seltener „stark" oder „vorhanden".

Derjenige Spektralbereich, der eine besonders starke Größenänderung der $\Sigma 1\,r$-Werte hervorruft (vgl. S. 232), wirkt hier, wenn er mit einem weniger wirksamen Bereich im 12-stündigen periodischen Wechsel geboten wird, wie die Dunkelphase eines 12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsels auf die Phasenlage der Sporulationsmaxima. RG1 und OG2 unterscheiden sich nicht mehr, sie wirken gegenüber allen anderen Lichtqualitäten wie eine Beleuchtungsphase. Offensichtlich staffelt sich die Wirksamkeit der Spektralbereiche nach ihrem Anteil an kurzwelliger Strahlung:

blau (BG12) > grün (VG9) > „weiß" > gelb (GG14) > orange (OG2) = rot (RG1).

Die besondere physiologische Wirkung der einzelnen Filterlicht-Wechsel und Filterlicht-Dunkel-Wechsel macht sich auch darin bemerkbar, daß die Phasenlage der Sporulationsmaxima nicht mit der nach dem 12-stündigen „Weiß"licht-Dunkel-Wechsel zusammenfällt, sondern regelmäßig und in bestimmter Richtung um einige Stunden davon abweicht (Abb. 2 und 6—8).

Dieses Ergebnis bestätigt die mit anderer Methodik gefundene Aussage über die Beeinflussung der $\Sigma 1\,r$-Werte durch die Lichtqualitäten. Auch dabei sind die Wirkungen der einzelnen Spektralbereiche in gleicher Reihenfolge wie hier einzustufen. Jedoch ist dort der Unterschied in der physiologischen Wirksamkeit zwischen GG14-Licht einerseits und OG2- bzw. RG1-Licht andererseits nicht derartig klar zu erkennen wie hier. Er wird demnach wohl nur sehr klein sein, und es kann angenommen werden, daß zwischen 500 und 550 mμ die Lichtabsorption eines hier wesentlichen, im kurzwelligen Bereich absorbierenden Photoperzeptors aufhört. Die Spektralbereiche wirken damit im Einklang wohl um so stärker, je größer die Lichtabsorption des Perzeptors in ihnen sein kann. Kein Versuchsergebnis läßt auf die im gleichen Umfang wesentliche Mitwirkung einer Lichtabsorption im Spektralbereich über 550 mμ schließen.

f) Die Sporenbildung zu verschiedenen Einsaatzeiten nach dem Aufenthalt in Filterlicht-Wechseln. Um die vorausgegangene Versuchsreihe zu erweitern, kamen Algenfäden zu verschiedenen Tageszeiten (alle 3 Stunden) aus den Filterlicht-Wechseln in die Sporulationsgefäße. Von den untersuchten Filterkombinationen sollen hier nur die Ergebnisse von zwei besonders charakteristischen gegenübergestellt werden, 12:12 (VG9:OG2) in Abb. 9 und 12:12 (RG1:OG2) in Abb. 10. Diese Gegenüberstellung veranschaulicht die straffe Steuerung durch den einen Filterlicht-Wechsel (Abb. 9) und die ausgeprägte Rhythmik der anschließenden Sporenbildung im Gegensatz zu der praktisch fehlenden Steuerung durch den anderen Beleuchtungszyklus (Abb. 10), der keinen

Einfluß auf die Zellen ausübt, denn die Einsaattermine sind im weitgehenden Maße Zeitgeber.

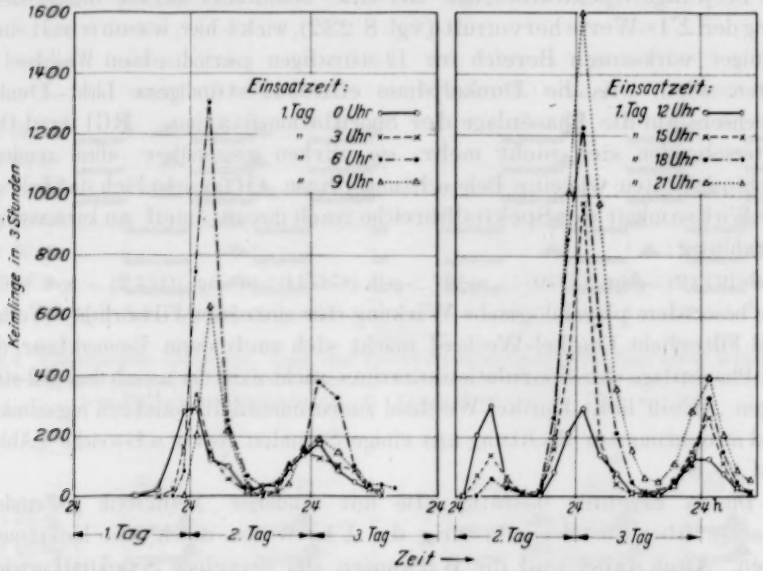


Abb. 9. *Oedogonium cardiacum.* Sporulationsverhalten 8 Wochen alter Kulturen nach 3-tägigem Aufenthalt in 12:12 (VG9:OG2)-Filterlicht-Wechsel. Einsaatzeit alle 3 Stunden. $n = 2$.

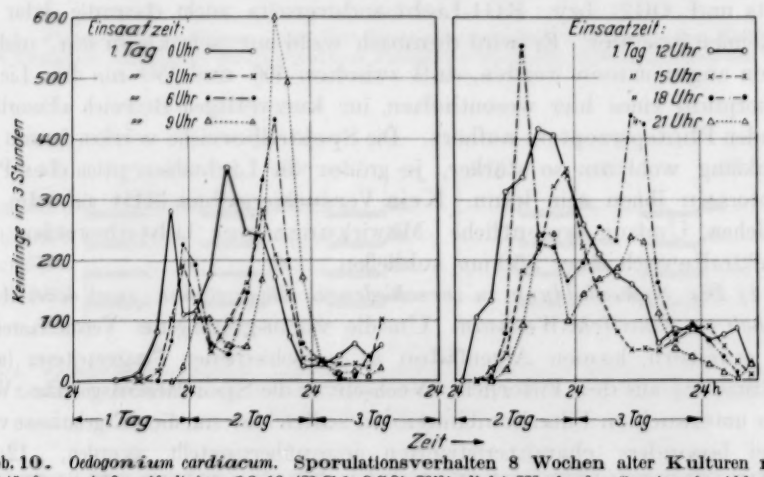


Abb. 10. *Oedogonium cardiacum.* Sporulationsverhalten 8 Wochen alter Kulturen nach 3-tägigem Aufenthalt im 12:12 (RG1:OG2)-Filterlicht-Wechsel. Sonst wie Abb. 9.

g) Die Sporulationsrhythmik nach Aufenthalt in 12-stündigen Filterlicht-Wechseln verschiedener Bestrahlungsstärke. Um festzustellen, welchen Einfluß eine wesentliche Änderung der Bestrahlungsstärke auf die

Phasenlage der Sporulationsmaxima hat, wurde z. B. in einem 12:12 (BG12:OG2)-Wechsel das Blaulicht mit $^1/_5$ der normalen Beleuchtungsstärke geboten, das orangefarbene Licht dagegen mit der 5-fachen Stärke des Normalen. Die Phasenlage der Maxima wird hiervon nicht beeinflußt; das Blaulicht wirkt wie die Dunkelphase, trotz der um den

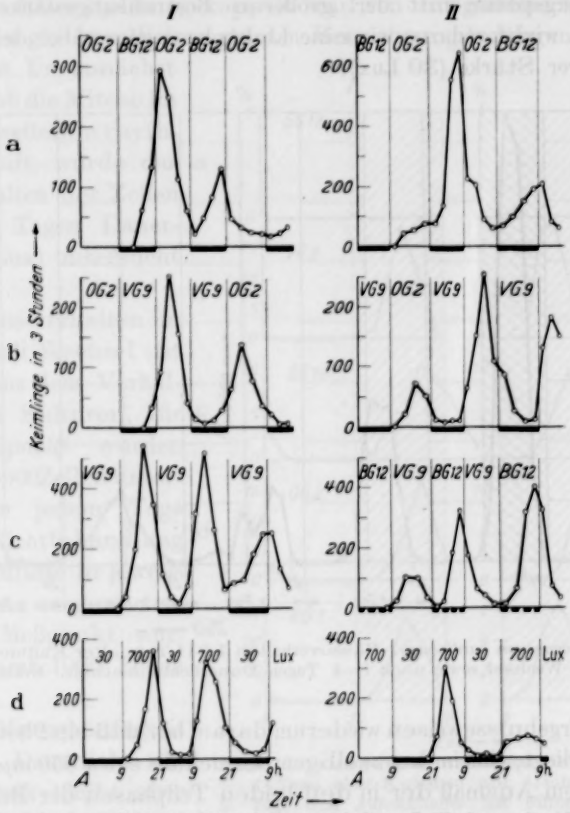


Abb. 11. *Oedogonium cardiacum.* Sporulationsverhalten 8 Wochen alter Kulturen nach 3-tägigem Aufenthalt in 12-stündigen Filterlicht-Wechseln (a—c) verschiedener Bestrahlungsstärke bzw. Wechseln der „Weiß"licht-Intensität (700:30 Lux, d). Einsaatzeit (A) 21 Uhr; $n = 3$. Erklärung im Text.

Faktor 25 verschiedenen Beleuchtungsstärke (Abb. 11a)! Bietet man das Grünlicht (VG9) mit normaler Stärke, jedoch das orangefarbene (OG2) mit der 5-fachen Beleuchtungsstärke (Abb. 11b), so wird ebenfalls die physiologische Wirkung gegenüber dem Normalfall (Abb. 15a, d) nicht geändert. Die Ergebnisse zeigen eindeutig, daß in diesen Fällen weniger die Stärke der einfallenden Strahlung der entscheidende Faktor ist, als vielmehr die Qualität. Wird jedoch die Bestrahlungsstärke für solche Spektralbereiche wesentlich geändert, die beide stark wirksam

sind, so ist eine Veränderung der Phasenlage der Maxima zu erreichen (Abb. 11c); Grünlicht (VG9) ist 5mal stärker als Blaulicht (BG12) gewesen. Die Bestrahlungsstärke wird also in solchem Falle zu einem bedeutsamen Faktor. Gleiches gilt, wenn die Zellen 12-stündigen „Weiß"-licht-Wechseln verschiedener Bestrahlungsstärke ausgesetzt werden. Die Beleuchtungsphase mit der größeren Bestrahlungsstärke (700 Lux, Abb. 11d) wirkt sodann wie eine Lichtphase gegenüber derjenigen mit schwächerer Stärke (30 Lux).

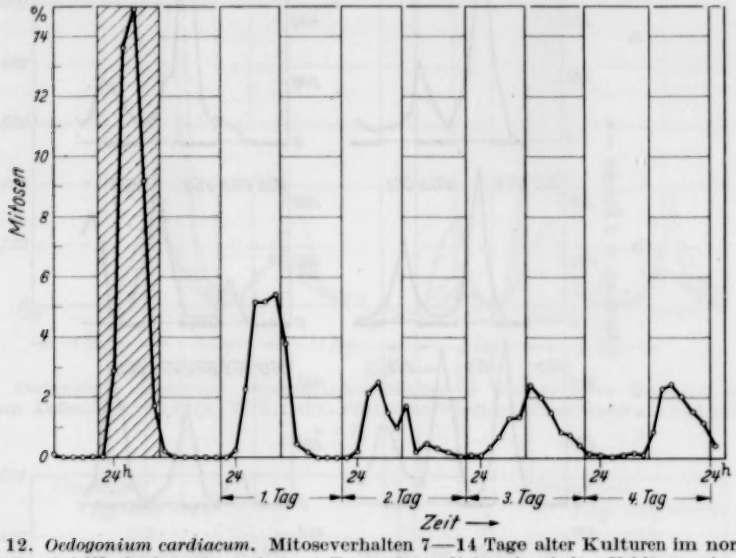


Abb. 12. *Oedogonium cardiacum*. Mitoseverhalten 7—14 Tage alter Kulturen im normalen Licht-Dunkel-Wechsel sowie nach 1—4 Tagen Dauerlichtaufenthalt. Erklärung im Text.

Diese Ergebnisse weisen wiederum darauf hin, daß ein Photoperzeptorsystem vorliegt, das im kurzwelligen Bereich bis etwa 550 mμ absorbiert. Je nach dem Ausmaß der in den beiden Teilphasen der Beleuchtungsperiodik gebotenen und vom Perzeptorsystem absorbierbaren Energie steuert es vermutlich das endodiurnale System der Oedogoniumzelle. Ein Wechsel von orangefarbenem (OG2) und rotem (RG1) Licht verschiedener Beleuchtungsstärke (wie 5:1) wirkt deshalb auch erwartungsgemäß nicht steuernd.

Außerdem ist aber noch die Beteiligung einer zusätzlichen Lichtwirkung erkennbar. Im Wechsel verschiedener „Weiß"lichtintensitäten steuert die vom Photoperzeptorsystem stärker ausnutzbare Beleuchtungsphase mit 700 Lux die Zellen wie eine *Lichtphase* ein, während in den Filterlicht-Wechsel-Versuchen der vom Perzeptor stärker ausnutzbare Bereich wie eine *Dunkelphase* auf das endodiurnale System der Zellen wirkt. Offenbar handelt es sich dabei um den, nur unter besonderen

experimentellen Bedingungen erkennbaren Einfluß eines zusätzlichen lichtempfindlichen Systems (vgl. Diskussion).

2. *Mitoserhythmik.*

Wirken die Lichtqualitäten direkt auf das endodiurnale System, dann muß jede an dieses System gekoppelte und von ihm gesteuerte Reaktion der Zellen in gleicher Weise von den Beleuchtungsbedingungen beeinflußt werden. Um zunächst zu prüfen, ob die Mitose im Dauerlicht weiterhin rhythmisch abläuft, wurde das Mitoseverhalten der Zellen nach 1—4 Tagen Dauerlicht (700 Lux) untersucht (Abb. 12).

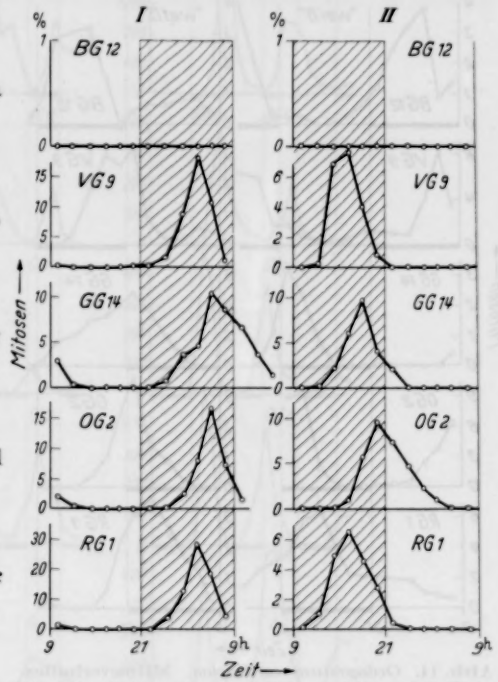


Abb. 13. *Oedogonium cardiacum.* Mitoseverhalten 7—14 Tage alter Kulturen am 4. (ab 10 Uhr) und 5. Tage des Aufenthaltes im Filterlicht-Dunkel-Wechsel *I* und *II* wie Abb. 6 bzw. S. 237.

Das Mitoseverhalten im Licht-Dunkel-Wechsel ist gemittelt aus dem Verhalten von 3 Kulturen, für jeden Meßpunkt wurden insgesamt 3000 Zellen untersucht. An jedem Tage der Dauerlichtbehandlung wurde die Mitose in jeweils 2 Kulturen ausgewertet; für jeden Meßpunkt wurden insgesamt 1000 Zellen untersucht.

Die Mitosehäufigkeit nimmt im Dauerlicht ab, die Rhythmik bleibt aber erhalten. Dadurch wird auf die Bindung des Mitosegeschehens an das endodiurnale System hingewiesen. Bestimmte Teilphasen der Mitose sowie des endodiurnalen Systems junger, wachsender und sich teilender Zellen müssen wahrscheinlich im Dauerlicht verzögert werden, denn die Mitose wird z. B. in ihrem Ablauf verzögert (unveröffentlicht). Daraus ergibt sich bei der hier herrschenden Lichtintensität eine mittlere Periode des endodiurnalen Systems von 26 Stunden (= der mittlere Abstand zwischen den Mitosemaxima). Auch die Sporenbildung gleichalter Kulturen verläuft im wesentlich schwächeren Dauerlicht der Sporulationsgefäße mit einer größeren Periode als die der gewöhnlich untersuchten, alten Kulturen (vgl. Bühnemann 1955a, Abb. 7).

In den folgenden Versuchen besteht gegenüber den Sporulationsversuchen darin ein Unterschied, daß die Mitosetätigkeit während des Aufenthaltes in den Filterlicht-Wechseln untersucht wurde, die Zellen also aus diesen Bedingungen heraus fixiert wurden.

a) Lage der Mitosemaxima im 12-stündigen Filterlicht-Dunkel-Wechsel. Am 4. Tage des Aufenthaltes in den Filterlicht-Dunkel-Wechseln wurden Zellportionen aus den Kulturen erstmals um 10 Uhr, daran anschließend alle 2 Stunden fixiert (Abb. 13). Gleichzeitig wurde auch hier stets das Verhalten in den umgekehrten, um 12 Stunden phasenverschobenen Filterlicht-Wechseln untersucht (Teil I und II). Für jeden Meßpunkt wurden 500 Zellen ausgezählt, jeder Kurve liegt das Verhalten einer Kultur zugrunde. Die Zellen in den Blaulicht-Dunkel-Wechseln (Abb. 13a) haben sich nicht mehr geteilt. Die Maxima liegen sonst mehr (c, d) oder weniger (b, e) dem Ende der Dunkelphase genähert. Dieses dürfte auf die verschiedene physiologische Wirkung der Spektralbereiche zurückzuführen sein, ähnlich wie bereits bei der Sporenbildung (vgl. S. 239). Unabhängig davon steuern, abgesehen vom Blaulicht, dessen Wirkung nicht erkennbar ist, alle Beleuchtungszyklen die Zellen gleich.

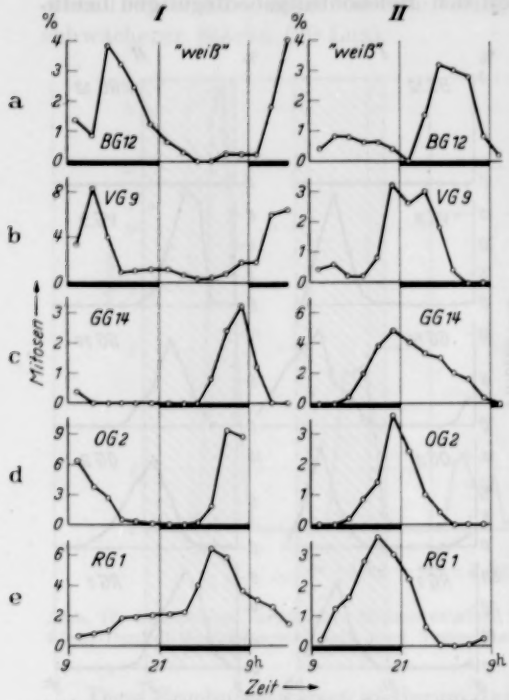


Abb. 14. *Oedogonium cardiacum.* Mitoseverhalten 7—14 Tage alter Kulturen am 4. und 5. Tage des Aufenthaltes im 12-stündigen „Weiß"licht-Filterlicht-Wechsel.

b) Lage der Mitosemaxima in 12-stündigen Filterlicht-Wechseln. Kombiniert man die verschiedenen Spektralbereiche im 12-stündigen Wechsel mit „Weiß"licht und untersucht die Mitoserhythmik nach 3-tägiger Einwirkung dieser Zyklen (Abb. 14), so wirken die verschiedenen Lichtqualitäten in gleicher Weise wie bei der Sporenbildung (Abb. 6). Die Tageszeit, in der die Zellen von dem im Sporulationsversuch wie Dunkelheit wirkenden Spektralbereich bestrahlt wurden, sind mit einem verstärkten Strich unterhalb der Abszisse markiert.

Das Mitoseverhalten ist ferner in allen 40 Filterlicht-Kombinationen untersucht worden. Zum Vergleich von Sporulations- und Mitose-

rhythmik ist das Verhalten der beiden Testreaktionen nach Bestrahlung der Zellen durch die Filterlicht-Kombinationen mit Grünlicht (VG9, Abb. 15) und Gelblicht (GG14, Abb. 16) angeführt. Im Sporulationsverhalten ist die Wirkung des GG14-Lichtes gegenüber der des OG2-

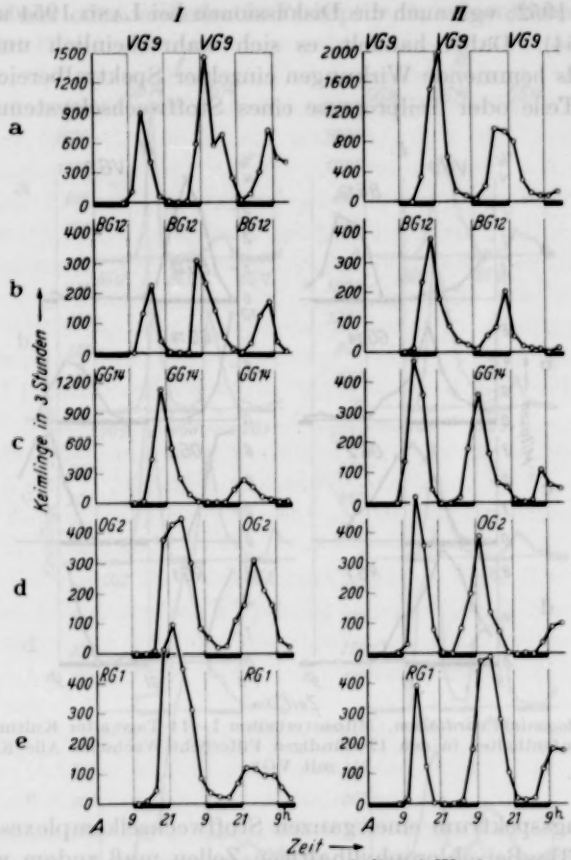


Abb. 15a. *Oedogonium cardiacum*. Sporulationsverhalten 8 Wochen alter Kulturen nach 3-tägigem Aufenthalt in 12-stündigen Filterlicht-Wechseln (b—e). a 12:12 (VG9: 21—9) und umgekehrt. Alle Kombinationen mit VG9. Sonst wie Abb. 6.

und RG1-Lichtes eindeutig abzugrenzen, indem es wie die Dunkelphase wirkt (Abb. 16a: *d* und *e*). Im Mitoseverhalten der physiologisch jüngeren Zellen ist diese Abgrenzung nicht so klar (Abb 16b: c und d). Vielleicht spielt unter anderem hierbei ein Unterschied in der Stoffwechselaktivität physiologisch junger und alter Zellen eine Rolle, wodurch die Phasenverschiebung des endodiurnalen Systems beeinflußt werden könnte.

Diese Versuchsreihe bestätigt das mit der anderen Testreaktion (Sporenbildung) gewonnene Ergebnis der abgestuften Filterlichtwirkungen.

B. Diskussion.

An höheren Pflanzen gelang es mehrfach, Wirkungsspektren für photoperiodische und photoformative Vorgänge aufzustellen (besonders durch die Untersuchungen von BORTHWICK, HENDRICKS und PARKER, z. B. 1950, 1952; vgl. auch die Diskussionen bei LANG 1954 und NUERNBERGK 1954). Dabei handelt es sich wahrscheinlich um teils fördernde, teils hemmende Wirkungen einzelner Spektralbereiche auf verschiedene Teile oder Teilprozesse eines Stoffwechselsystems, d. h. um

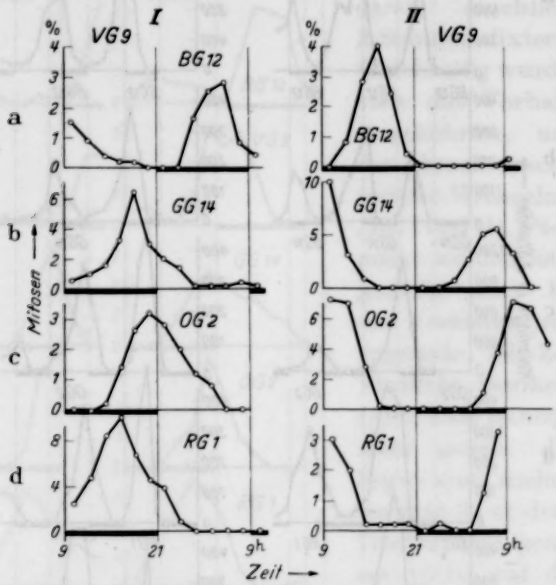


Abb. 15b. *Oedogonium cardiacum*. Mitoseverhalten 7—14 Tage alter Kulturen am 4. und 5. Tage des Aufenthaltes in den 12-stündigen Filterlicht-Wechseln. Alle Kombinationen mit VG9.

das Wirkungsspektrum eines ganzen Stoffwechselkomplexes (vgl. auch EHRET 1953). Bei chlorophyllhaltigen Zellen muß zudem wohl immer mit einer, wenn auch geringen, Beteiligung des Photosyntheseapparates gerechnet werden. Aus den genannten Gründen erschien es vorläufig angebracht, für die Lichtbeeinflussung, insbesondere die Lichtsteuerung des endodiurnalen Systems der Oedogoniumzelle nicht nur einen einzigen Photoperzeptor verantwortlich zu machen, sondern den allgemeineren Begriff Photoperzeptorsystem zu wählen (BÜHNEMANN 1955a). ENGEL und FRIEDERICHSEN (1952) kamen durch Untersuchungen über die Guttationsrhythmik etiolierter Haferkeimlinge zu der ähnlichen Annahme eines, die fundamentalen Lebensprozesse steuernden, „lichtwechselempfindlichen Steuerungszentrums".

Aus methodischen Gründen kann jedoch nicht darauf verzichtet werden, anfangs nach dem wesentlichen Lichtperzeptor des endo-

diurnalen Systems der Oedogoniumzellen zu suchen, um davon ausgehend den Versuch zu unternehmen eine Rangordnung der ebenfalls beteiligten, lichtabhängigen Prozesse zu gewinnen, die sich womöglich unter bestimmten inneren oder äußeren Bedingungen umordnen können, so daß ein anderer oder veränderter Perzeptor im wesentlichen den Ein-

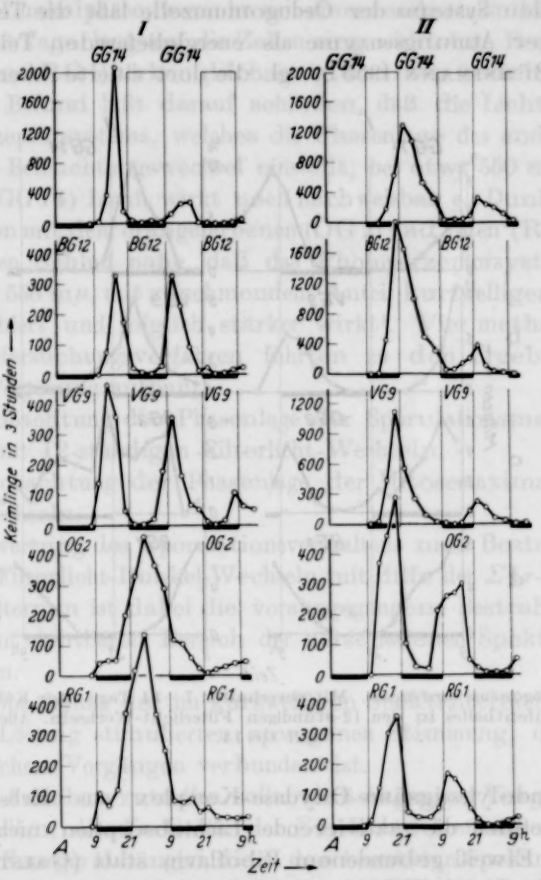


Abb. 16a. *Oedogonium cardiacum.* Sporulationsverhalten 8 Wochen alter Kulturen nach 3-tägigem Aufenthalt in 12-stündigen Filterlicht-Wechseln (b—e). a 12 : *12* (GG 14 : *21—9*) und umgekehrt. Alle Kombinationen mit GG14.

fluß eines Außenfaktors auf die Zelle überträgt (vgl. z. B. das von Borthwick und Mitarbeitern entwickelte Reaktionsschema).

Unter diesen Voraussetzungen sind die Angaben von Ehret (1953) von Bedeutung, nach denen das Wirkungsspektrum der an Paramaecium bursaria ablaufenden, tagesrhythmischen Kopulationsbereitschaft auf die wesentliche Teilnahme von Flavinverbindungen als Photoperzeptor schließen läßt. An mehreren Pilzen fand Sagromsky (1952), daß die

periodische Konidienbildung durch den Licht-Dunkel-Wechsel induziert wird, jedoch nur dann, wenn in der Lichtphase Spektralbereiche zwischen 350 und 530 mμ enthalten sind. Auch hier könnte man die Beteiligung von riboflavinhaltigen Verbindungen als Teil des den Lichtreiz aufnehmenden Systems diskutieren. Die cyanidresistente Funktion des endodiurnalen Systems der Oedogoniumzelle läßt die Teilnahme riboflavinhaltiger Atmungsenzyme als energieliefernden Teil möglich erscheinen (BÜHNEMANN 1955b, vgl. die dort zitierte Literatur).

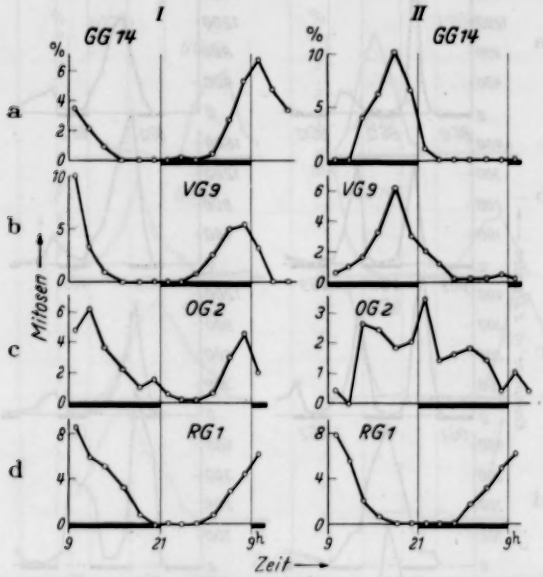


Abb. 16b. *Oedogonium cardiacum*. Mitoseverhalten 7—14 Tage alter Kulturen am 4. und 5. Tage des Aufenthaltes in den 12-stündigen Filterlicht-Wechseln. Alle Kombinationen mit GG 14.

Beim Indolylessigsäure-Oxydase-Komplex aus Erbsenkeimlingen findet schließlich die aktivierende Lichtabsorption nicht in freiem, sondern an Eiweiß gebundenem Riboflavin statt (GALSTON und Mitarbeiter z. B. 1949a, 1950b und 1953). Dabei stellt das Flavoprotein offenbar den lichtempfindlichen Teil des Enzymkomplexes dar. Auch für andere Enzyme ist in Gegenwart von Riboflavin als Photosensibilisator eine Strahlungsbeeinflussung ihrer Aktivität bekannt geworden (GALSTON und BAKER 1949b; vgl. auch NICKERSON und MERKEL 1953, 1954). Nach den Untersuchungen von GALSTON (1950a), REINERT (1952 und 1953), BÜNNING und Mitarbeitern (1953) BRAUNER (1952 und 1954) und SCHNEIDERHÖHN (1954) kommt darüber hinaus dem Riboflavin und seinen Verbindungen wahrscheinlich eine wichtige Rolle als ein Photoperzeptor bei reiz- und entwicklungsphysiologischen Prozessen zu.

Bei Oedogonium läßt die Phasenlage der Sporulations- und Mitosemaxima zu den verschiedenen Filterlicht-Wechseln folgende Abstufung in der Wirksamkeit der verschiedenen Spektralbereiche erkennen:
blau (BG 12)>grün (VG 9)>„weiß“>gelb (GG 14)>orange (OG 2) = rot (RG 1).
Der Bereich mit dem jeweils stärkeren Anteil kurzwelliger Strahlung wirkt wie die Dunkelphase, wenn er mit einem anderen im 12-stündigen Wechsel nur 3 Tage lang auf die Zellen eingewirkt hat. Bereiche über 550 mμ (OG 2 und RG 1) wirken gleichsinnig, und zwar ähnlich wie Dauerlicht. Dieser Befund läßt darauf schließen, daß die Lichtabsorption des Photoperzeptorsystems, welches die Phasenlage des endodiurnalen Systems zum Beleuchtungswechsel einstellt, bei etwa 550 mμ aufhört, denn gelbes (GG 14) Licht wirkt noch nachweisbar als Dunkelphase in Kombinationen mit dem orangefarbenen (OG 2) und roten (RG 1) Licht. Dieses legt den Schluß nahe, daß das Photoperzeptorsystem, beginnend bei etwa 550 mμ, mit zunehmendem Anteil kurzwelliger Strahlung stärker absorbiert und folglich stärker wirkt[1]. Vier methodisch verschiedene Untersuchungsverfahren führten zu den Ergebnissen, auf denen diese Folgerung aufbaut:

1. Die Beobachtung der Phasenlage der Sporulationsmaxima nach Bestrahlung mit 12-stündigen Filterlicht-Wechseln.

2. Die Beobachtung der Phasenlage der Mitosemaxima in diesen Filterlicht-Wechseln.

3. Die Auswertung des Sporulationsverhaltens nach Bestrahlung mit 12-stündigen Filterlicht-Dunkel-Wechseln mit Hilfe der $\Sigma 1r$-Werte. Für jeden Einsaattermin ist dabei die vorausgegangene Bestrahlungsdauer und -stärke im sichtbaren Bereich der verschiedenen Spektralbereiche gleich gewesen.

4. Die Beobachtung der im kurzwelligen Spektralbereich in hemmstoffhaltiger Lösung stimulierten sporogenen Stimmung, die eng mit den rhythmischen Vorgängen verbunden ist.

Wenn die Annahme zutreffen sollte, daß diejenigen Vorgänge in den Oedogoniumzellen, die die Größe der $\Sigma 1r$-Werte bestimmen, entscheidend von der Energie abhängen, die in den benutzten Spektralbereichen vom Photoperzeptorsystem aufgenommen werden kann, so muß auch auf Grund dieser Teiluntersuchung das System im kurzwelligen Bereich

[1] Die Deutung der Befunde im umgekehrtern Sinne, d. h. durch die Annahme einer besonders wirksamen Strahlungsabsorption im langwelligen Spektralbereich, bereitet wesentliche Schwierigkeiten. Danach würden die Spektralbereiche also nach Maßgabe des langwelligen Strahlungsanteiles wirken, d. h. die oberhalb 550 mμ energetisch nahezu gleichwertigen Bereiche „Weiß“, Gelb, Orange und Rot müßten sich in den Filterlicht-Wechsel-Versuchen kaum unterscheiden. Das ist jedoch nicht der Fall! Auch die Tatsache, daß kurzwelligere Strahlung wie eine Dunkelphase wirkt, weist nicht auf die fehlende Wirkung dieser Strahlung hin (vgl. S. 252).

am stärksten absorbieren. Außerdem dürfte die Absorption des Perzeptors im Durchlässigkeitsbereich des gelben GG14-Filters sehr klein sein, denn die $\Sigma 1r$-Werte unterscheiden sich nur wenig gegenüber den beiden langwelligeren Bereichen. Es liegt also eine den Ergebnissen der Filterlicht-Wechsel-Versuche weitgehend entsprechende spektrale Abhängigkeit in der Größenbeeinflussung der $\Sigma 1r$-Werte vor.

Auf Grund ihres Absorptionsverhaltens (unter 550 mμ) sind Riboflavin sowie riboflavinhaltige Verbindungen und Karotine als wesentliche Teile des Photoperzeptorsystems in Betracht zu ziehen. Riboflavin konnte zudem in freier und gebundener Form aus den Oedogoniumzellen extrahiert werden. Chlorophyllverbindungen scheiden wegen ihres abweichenden Absorptionsverhaltens zunächst aus. Das Absorptionsspektrum von Riboflavin und Karotin endet bei 520 mμ, während das Flavinenzym bis 550 mμ absorbiert[1] (vgl. hierzu auch REINERT 1953). Das Absorptionsverhalten des Flavinenzyms erklärt hiervon am besten die Wirkunterschiede zwischen den Durchlässigkeitsbereichen des gelben GG14-Filters einerseits und des orangefarbenen OG2- bzw. roten RG1-Filters andererseits. Außerdem deutet auch die cyanidresistente Funktion des endodiurnalen Systems auf die Mitwirkung von Flavinenzymen hin.

Tabelle 4. *Relative Absorption von Riboflavin, Flavinenzym und Karotin in den Spektralbereichen BG12, VG9, GG14, OG2 und RG1; vgl. Text.*

Spektralbereich (Filter)	Riboflavin %	Flavinenzym %	Karotin %
BG12	100	100	100
VG9	8	35	13
GG14	0,1	4	0,1
OG2	0	0,1	0
RG1	0	0	0

Mit Hilfe der relativen spektralen Energieverteilung der Lichtquelle (WELS 1941), der Durchlässigkeitskurven der Filter sowie der Absorptionsspektren der 3 Pigmente konnte die relative Absorption der Pigmente in den verschiedenen Spektralbereichen größenordnungsmäßig errechnet werden (Tabelle 4). Dabei mußte von den methodischen Versuchsfehlern sowie von der störenden Lichtabsorption in den übrigen Zellbestandteilen abgesehen werden, desgleichen von den durch das physiologische Milieu der Zelle bedingten Änderungen des Absorptionsspektrums der Pigmente, z. B. infolge Bindung an Proteine. Auf Grund der langen Bestrahlungszeiten (mindestens 36 Stunden), der breiten Spektralbereiche und der großen Unterschiede in der relativen Absorption dürften die Werte mit hinreichender Annäherung zutreffen. In Abb. 17 sind die nach Behandlung der Kulturen mit den 5 Filter-

[1] Absorptionsspektren von α-Karotin (in Hexan) und Riboflavin z. B. in: Methods of Vitamin Assay, 1947, S. 48 und 100; vom Flavinenzym bei BERSIN 1951, S. 164 (nach THEORELL).

licht-Dunkel-Wechseln gewonnenen $\Sigma 1r$-Werte (Tabelle 2) in Abhängigkeit von der relativen Absorption des Flavinenzyms in den betreffenden Spektralbereichen aufgetragen. Die Verbindungslinien der zueinander gehörigen $\Sigma 1r$-Werte bilden vielfach eine Gerade und weichen in keinem Falle sonderlich stark davon ab. Unbekannt bleibt, ob dieses der Ausdruck einer linear abgestuften Wirkung ist.

Aus den mit der Tageszeit der Einsaat wechselnden Größen der $\Sigma 1r$-Werte geht hervor, daß sich im Blaulicht (BG12)-Dunkel-Wechsel

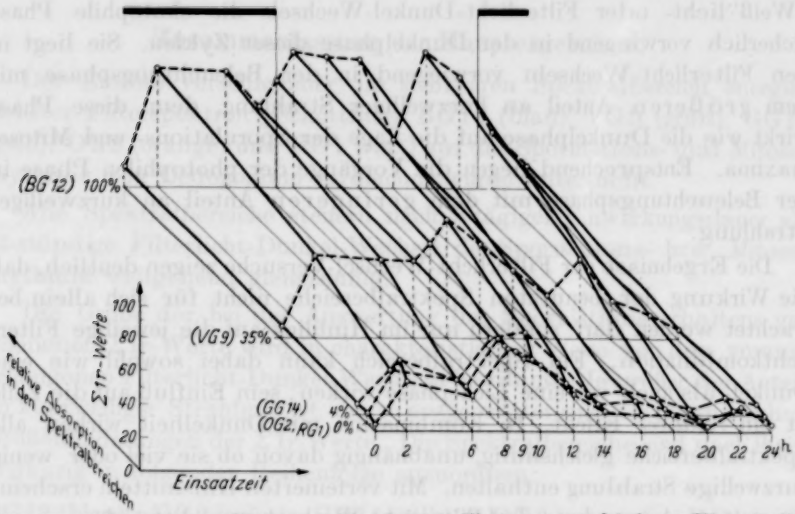


Abb. 17. *Oedogonium cardiacum.* Größe der $\Sigma 1r$-Werte zu verschiedenen Einsaatzeiten nach 3-tägigem Aufenthalt in den Filterlicht-Dunkel-Wechseln (vgl. Tabelle 2) in Abhängigkeit von der Absorption des Flavinenzyms in den jeweiligen Spektralbereichen; vgl. Text.

der etwa 23—24-stündigen Rhythmik des endodiurnalen Systems, die an dem Abstand der Sporulationsmaxima abzulesen ist, eine etwa 8-stündige Rhythmik als eine Art von „Oberschwingung" überlagert, die bisher nur an der Größenänderung der $\Sigma 1r$-Werte kenntlich wird. Im Grünlicht (VG9) wird dieser Effekt noch schwach angedeutet. Vermutlich hiermit im Zusammenhang sind die $\Sigma 1r$-Werte um 8, 9 und 24 Uhr gleich groß, bei der Einsaat um 16 Uhr liegen nur geringe Differenzen vor. Im ungefilterten Licht wird dieser Effekt abgeschwächt.

Für die Lichtsteuerung der rhythmischen Stoffwechselvorgänge in Oedogonium wird mit der gebotenen Zurückhaltung folgende Deutung in Betracht gezogen: Das Licht beeinflußt die Aktivität des Photoperzeptorsystems nach Maßgabe der Lichtabsorption in seinem vermutlich wesentlichen Teil, einem riboflavinhaltigen Atmungsenzym, und steuert auf diesem Wege die Phasenlage des für die rhythmische Funktion des endodiurnalen Systems notwendigen Energiestoffwechsels. Dieser Stoffwechsel braucht nur einen kleinen Teil des gesamten Energiestoffwechsels

der Zelle darzustellen und ist weitgehend cyanidresistent. Auch PIRSON und Mitarbeiter (1954) nehmen auf Grund stoffwechselphysiologischer Untersuchungen an Hydrodictyon an, daß nur ein Teil der Atmungsenzyme und darüber hinaus die Substratnachlieferung am rhythmischen Stoffwechselgeschehen beteiligt sind; vgl. auch BÜNNING (1953).

Führt man die Bezeichnungen photophil und skotophil (vgl. BÜNNING 1953) für die verschiedenen Teilphasen einer Periode des endodiurnalen Systems in Oedogonium ein, so liegt unter dem Einfluß eines „Weiß"licht- oder Filterlicht-Dunkel-Wechsels die skotophile Phase sicherlich vorwiegend in der Dunkelphase dieser Zyklen. Sie liegt in den Filterlicht-Wechseln vorwiegend in der Beleuchtungsphase mit dem größeren Anteil an kurzwelliger Strahlung, denn diese Phase wirkt wie die Dunkelphase auf die Lage der Sporulations- und Mitosemaxima. Entsprechend liegen die Vorgänge der photophilen Phase in der Beleuchtungsphase mit dem geringeren Anteil an kurzwelliger Strahlung.

Die Ergebnisse der Filterlicht-Wechsel-Versuche zeigen deutlich, daß die Wirkung der benutzten Spektralbereiche nicht für sich allein betrachtet werden darf, sondern nur im Hinblick auf die jeweilige Filterlichtkombination. Ein Spektralbereich kann dabei sowohl wie eine Dunkel- als auch wie eine Lichtphase wirken; sein Einfluß auf die Zelle ist ein *relativer* Effekt. In Kombination mit Dunkelheit wirken alle Spektralbereiche gleichsinnig, unabhängig davon ob sie viel oder wenig kurzwellige Strahlung enthalten. Mit verfeinerten Hilfsmitteln erscheint die weitere Anwendung der Filterlicht-Wechsel aussichtsreich.

Wird die Beleuchtungsstärke in den einzelnen Lichtphasen eines Filterlicht-Wechsels stark geändert (Abb. 11a, b), so bleibt die normale Steuerung durch den Beleuchtungswechsel in den Fällen erhalten, in denen der vermutete Unterschied der Aktivität des Photoperzeptorsystems in den beiden Spektralbereichen noch hinreichend groß ist, andernfalls treten Phasenverschiebungen ein (Abb. 11c). In dem angeführten „Weiß"licht-Wechsel (Abb. 11d) würde der Unterschied erhalten bleiben und trotzdem wirken die Beleuchtungsphasen entgegengesetzt. Hierin dürfte sich eine, unter besonderen experimentellen Bedingungen hervortretende, weitere Lichtbeeinflussung des endodiurnalen Systems zu erkennen geben.

An der Mitoserhythmik lassen sich die physiologischen Wirkungen der verschiedenen Spektralbereiche gut reproduzieren. Die Sporenbildung und Mitosetätigkeit der Oedogoniumzellen, die jeweils nur unter bestimmten Bedingungen realisiert werden, sind somit in das vom Entwicklungszustand der Zellen unabhängige endodiurnale System eingefügt

und mit ihm gekoppelt. Sie zeigen deshalb unter gleichen experimentellen Bedingungen die weitgehend gleichen Charakteristika ihrer Auslösungsrhythmik.

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1953—1955 durchgeführt; zuletzt mit dankenswerter Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. v. DENFFER, danke ich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes, ihm und Herrn Prof. SCHUMACHER für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Der Einfluß verschiedener, im sichtbaren Spektralbereich energiegleicher Filterspektren [Schottfilter BG12 (blau), VG9 (grün), GG14 (gelb), OG2 (orange) und RG1 (rot)] auf die Sporulations- und Mitoserhythmik von Oedogonium cardiacum wurde untersucht.

Alle Spektralbereiche steuern nach 3-tägiger Einwirkungsdauer als 12-stündige Filterlicht-Dunkel-Wechsel die Sporulations- bzw. Mitoserhythmik weitgehend gleichsinnig.

Die Größe der bei der Auswertung des Sporulationsverhaltens gewonnenen $\Sigma 1r$-Werte wird in charakteristischer Weise von den vorausgegangenen Filterlicht-Dunkel-Wechseln bestimmt. Je größer der Anteil an kurzwelliger Strahlung ist, um so ausgeprägter sind die rhythmischen Größenänderungen der $\Sigma 1r$-Werte. Die Spektralbereiche sind nach ihrer Wirkung in folgender Reihenfolge anzuordnen:

BG12 (blau) > VG9 (grün) > GG14 (gelb) = OG2 (orange) = RG1 (rot).

Werden die Zellen mit den Spektralbereichen 3 Tage in 12-stündigen Filterlicht-Wechseln bestrahlt, so wird bei der anschließenden Sporenbildung, die unter jeweils gleichen und konstanten Bedingungen stattfindet, die Phasenlage der Sporulationsmaxima von der Kombination der Lichtqualitäten im vorausgegangenen Filterlicht-Wechsel bestimmt. Der Spektralbereich mit dem größeren Anteil an kurzwelliger Strahlung wirkt gegenüber dem mit langwelligerem Anteil wie die Dunkelphase eines Licht-Dunkel-Wechsels auf die Lage der Sporulationsmaxima. In ihrer steuernden Wirkung lassen sich die Spektralbereiche wie folgt einreihen:

BG12 (blau) > VG9 (grün) > GG14 (gelb) > OG2 (orange) = RG1 (rot).

Die Mitoserhythmik wird durch die Filterlicht-Wechsel in gleicher Weise beeinflußt.

Die sporogene Stimmung wird durch die Bestrahlung der Zellen mit dem vom blauen BG12-Filter durchgelassenen Spektralbereich so stark

aktiviert, daß die Kulturen in erheblichem Maße bereits in der hemmstoffreichen Kulturlösung sporulieren. Im grünen (VG9) Licht ist der Effekt sehr klein; sonst fehlt er.

Auf Grund der gewonnenen Versuchsdaten wird in einer theoretischen Betrachtung versucht, die Lichtaufnahme und Lichtsteuerung des endodiurnalen Systems der Oedogoniumzelle zu deuten.

Literatur.

BERSIN, TH.: Kurzes Lehrbuch der Enzymologie, 3. Aufl. Leipzig 1951. — BORTHWICK, H. A., S. B. HENDRICKS and M. W. PARKER: Recent developments in the control of flowering by photoperiodism. Amer. Naturalist **84**, 117 (1950). — The reaction controlling floral initiation. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **38**, 929 (1952). — BRAUNER, L.: Induktion phototropischer Reaktionen durch ein künstliches Perzeptionsorgan. Experientia (Basel) **8**, 102 (1952). — BRAUNER, L., u. M. BRAUNER: Untersuchungen über die Photolyse des Heteroauxins. II. Z. Bot. **42**, 83 (1954). — BÜHNEMANN, F.: Die rhythmische Sporenbildung von Oedogonium cardiacum WITTR. Biol. Zbl. **74**, 1 (1955a). — Das endodiurnale System der Oedogoniumzelle. II. Der Einfluß von Stoffwechselgiften und anderen Wirkstoffen. Biol. Zbl. **74**, im Druck (1955b). — Das endodiurnale System der Oedogoniumzelle. III. Über den Temperatureinfluß. Z. Naturforsch **10**b, 305 (1955c). — Untersuchungen über einen Sporulations- und Wachstumshemmstoff in Oedogonium-Kulturen. Arch. Mikrobiol. — BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, 3. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1952. — BÜNNING, E., I. DORN, G. SCHNEIDERHÖHN u. I. THORNING: Zur Funktion von Lactoflavin und Carotin beim Phototropismus und bei lichtbedingten Wachstumsbeeinflussungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 333 (1953). — EHRET, C. F.: An analysis of the role of electromagnetic radiations in the mating reaction of Paramaecium bursaria. Physiol. Zool. **26**, 274 (1953). — ENGEL, H., u. J. FRIEDERICHSEN: Das Licht als Ursache periodischer Guttationsschwankungen etiolierter Haferkeimlinge. Planta (Berl). **39**, 309 (1951). — ENGEL, H., u. I. FRIEDERICHSEN: Weitere Untersuchungen über periodische Guttation etiolierter Haferkeimlinge. Planta (Berl.) **40**, 529 (1952). — GALSTON, A. W.: Riboflavin, light, and the growth of plants. Science (Lancaster, Pa.) **111**, 619 (1950a). — GALSTON, A. W., and R. S. BAKER: Studies on the physiology of light action. II. The photodynamic action of riboflavin. Amer. J. Bot. **36**, 773 (1949a). — Inactivation of enzymes by visible light in the presence of riboflavin. Science (Lancaster, Pa.) **109**, 485 (1949b). — GALSTON, A. W., J. BONNER and R. S. BAKER: Flavoprotein and peroxidase as constituents of the indoleacetic acid oxidase of peas. Amer. J. Bot. **37**, 677 (1950b). — Flavoprotein and peroxidase as compounds of the indoleacetic acid oxidase system of peas. Arch. of Biochem. a. Biophysics **42**, 456 (1953). — GEITLER, L.: Schnellmethoden der Kern- und Chromosomenuntersuchung, 3. Aufl. Wien 1949. — GEMEINHARDT, K.: *Oedogoniales*. In RABENHORSTS Kryptogamenflora, Bd. 12, 4. Abt. 1939. — KRETSCHMER, H.: Beiträge zur Zytologie von Oedogonium. Arch. Protistenkde **71**, 101 (1930). — LANG, A.: Entwicklungsphysiologie. Fortschr. Bot. **15/16** (1954). — NICKERSON, W. J., and J. R. MERKEL: A light activation phenomenon in the enzymatic and nonenzymatic reduction of tetrazolium salts. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **39**, 901 (1953). — Riboflavin as a photocatalyst and hydrogen carrier in photochemical reduction. Biochem. et biophysica Acta (Amsterd.) **14**, 303 (1954). — NUERNBERGK, E. L.: Das Wirkungsspektrum des Photoperiodismus und photoformativen Effektes. Zur Technik der Strahlungsmessungen.

Z. Bot. **42**, 247 (1954). — Parker, M. W., S. B. Hendricks, H. A. Borthwick and C. E. Jenner: Photoperiodic responses of plants and animals. Nature (Lond.) **169**, 242 (1952). — Pirson, A., W. J. Schön u. H. Döring: Wachstums- und Stoffwechselperiodik bei Hydrodictyon. Z. Naturforsch. **9b**, 349 (1954). — Post, J. J.: Anleitung zur Planung und Auswertung von Feldversuchen mit Hilfe der Varianzanalyse. Aus dem Niederländischen übersetzt von C. Harte. Berlin 1952. — Reinert, J.: Über die Bedeutung von Carotin und Riboflavin für die Lichtreizaufnahme bei Pflanzen. Naturwiss. **39**, 47 (1952). — Über die Wirkung von Riboflavin und Carotin beim Phototropismus von Avenakoleoptilen und bei anderen pflanzlichen Lichtreizreaktionen. Z. Bot. **41**, 103 (1953). — Sagromsky, H.: Der Einfluß des Lichtes auf die rhythmische Konidienbildung von Penicillium. Flora (Jena) **139**, 300 (1952a). — Lichtinduzierte Ringbildung bei Pilzen. II. Flora (Jena) **139**, 560 (1952b). — Schneiderhöhn, G.: Das Aktionsspektrum der Wachstumsbeeinflussung durch Licht bei Coprinus lagopus. Arch. Mikrobiol. **21**, 230 (1954). — Tschermak, E.: Vergleichende und experimentelle cytologische Untersuchungen an der Gattung Oedogonium. Chromosoma (Heidelberg) **2**, 493 (1943). — Wels, G.: Farbtemperatur und spektrale Energieverteilung des Wolframs und handelsüblicher Wolframglühlampen. Das Licht **145** (1941).

Dr. F. Bühnemann, Bonn a. Rh., Botanisches Institut der Universität, Meckenheimer Allee 170.

Planta, Bd. 46, S. 256–271 (1955).

Aus der Botanischen Abteilung der Veterinär-medizinischen Fakultät der Humboldt-Universität zu Berlin.

DIE HYDROLYSE DES „KORRELATIONSHEMMSTOFFES" ZU AUXIN.

Von

EIKE LIBBERT.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 3. Juli 1955.)

1. Einleitung.

Vor rund 15 Jahren beschrieb STEWART (1939) einen Hemmstoff, der sich bei Behandlung mit schwachen Säuren oder Laugen zu Auxin hydrolysieren ließ. Der HS (Hemmstoff) ließ sich mit Äther aus verschiedenen Pflanzen extrahieren, reagierte neutral, und das frei werdende Auxin war wahrscheinlich Indol-3-essigsäure. Dieser Befund deckte die Möglichkeit einer eigenartigen Verknüpfung zwischen Auxin- und HS-Haushalt auf. Über eine mögliche physiologische Funktion des aufgefundenen HS wurde allerdings nichts bekannt.

Nun habe ich in einer Reihe vorangegangener Arbeiten einen ebenfalls neutralen HS, den SNOWschen Korrelations-HS, aus Erbsenpflanzen extrahiert und näher untersucht. Die physiologische Funktion dieses HS ist bekannt (SNOW 1937, LIBBERT 1954a, b). Es erwies sich, daß unter Einwirkung von IES (Indol-3-essigsäure) der K-HS (Korrelations-HS) aus einer HS-Vorstufe entsteht. Die HS-V (Hemmstoffvorstufe) wiederum wird bei etiolierten Pflanzen nur in der Wurzel gebildet (LIBBERT 1954b, 1955a), bei grünen Pflanzen außerdem in den Blättern (LIBBERT 1955b, c). Die Art und Weise, wie unter Einwirkung von IES[1] eine Umwandlung der HS-V in den K-HS erfolgt, ist noch nicht bekannt. Im Anklang an die obengenannten Ergebnisse von STEWART wurde vermutet, daß IES und HS-V miteinander eine chemische Reaktion eingehen, und daß das Reaktionsprodukt mit dem K-HS identisch sei. In diesem Falle müßte sich der K-HS zu Auxin hydrolysieren lassen. Diese Möglichkeit scheint gegeben zu sein, denn der K-HS ist labil gegen Behandlung mit Säure oder Lauge, im Unterschied zur HS-V, die zwar auch alkalilabil, aber säurestabil ist (LIBBERT 1955b). Die vorangegangene chemische Untersuchung von K-HS und HS-V und die sich auf die unterschiedliche Benzollöslichkeit dieser beiden Stoffe

[1] In dieser Arbeit werden folgende Abkürzungen verwendet: IES = Indol-3-essigsäure; IAc = Indol-3-acetaldehyd; HS = Hemmstoff; K-HS = Korrelationshemmstoff; HS-V = Hemmstoffvorstufe.

gründende Möglichkeit, sie voneinander zu trennen (1955b), eröffnet den Weg zur Untersuchung dieses Fragenkomplexes.

Falls eine Hydrolyse des K-HS zu Auxin möglich ist (und sie ist es, wie in dieser Arbeit gezeigt werden wird), ergeben sich zwei weitere Aufgaben: Die Identifizierung des frei werdenden Auxins und der Versuch, durch Zusammengeben von HS-V und IES eine Bildung des K-HS in vitro zu erreichen.

2. Methode.

Aus Sprossen bzw. aus Wurzeln 10 Tage alter Erbsenpflanzen (Anzucht im Warmhaus bei 25—30° C, im indirekten Sonnenlicht) wurden die HSe in der üblichen Weise mit peroxydfreiem Äther extrahiert. Die sauren Bestandteile des Extraktes wurden durch wiederholtes Ausschütteln mit alkalischer Glucoselösung entfernt. Die neutralen Bestandteile wurden dann in eine benzollösliche Fraktion (die die HS-V enthält) und eine benzolunlösliche Fraktion (die den K-HS enthält) getrennt. Bezüglich methodischer Einzelheiten vgl. LIBBERT 1955 b.

Beide neutralen Fraktionen waren völlig auxinfrei, d. h. unwirksam im *Pisum*-Krümmungstest (s. unten).

Der HS-Nachweis geschah wie üblich im *Lepidium*-Keimungstest, 2 Petrischalen je 100 Samen je Testlösung; Methodik und Statistik vgl. LIBBERT 1955b.

Der Auxinnachweis geschah im *Pisum*-Krümmungstest: Je 20 dekapitierte Sproßspitzen etiolierter Erbsenpflanzen liegen horizontal in einer Petrischale auf Kristallquarzsand, der mit der Testlösung getränkt ist. Das Ausmaß der geotropischen Aufkrümmung der Sproßzylinder (gemessen nach 2—3 Std) gibt den Auxingehalt der Testlösung an. Der äußerst leicht zu handhabende Test spricht auf IES-Konzentrationen von unter 10^{-8} g/cm³ an. Bei jedem Test lief eine Kontrolle (Aqua dest.) mit. Die Differenzen wurden stets nach PÄTAU (1943) statistisch gesichert. Da der Grad der Aufkrümmung der Sproßzylinder nicht von Versuch zu Versuch konstant ist (es unterliegt also auch dieser Auxintest den üblichen Schwankungen), und um ohne Angabe des jeweiligen P-Wertes eine statistische Beurteilung der mitgeteilten Ergebnisse schnell zu ermöglichen, wurde folgende Darstellungsweise gewählt:

Bei allen zur Verfügung stehenden, mit dem *Pisum*-Krümmungstest durchgeführten Messungen wurde der mittlere Fehler des jeweiligen Mittelwertes

$$\sigma_{\bar{x}} = \sqrt{\frac{\Sigma\, d_{f(x)}^2}{n\,(n-1)}}$$

berechnet. Die Beziehung $\sigma_{\bar{X}}/\bar{X}$ ($\bar{X}$ = Krümmungswinkel in Grad, Mittelwert; $\sigma_{\bar{X}}$ = mittlerer Fehler des Mittelwertes in Grad) wurde graphisch festgehalten (Abb. 1), wobei jeder dargestellte $\sigma_{\bar{X}}$-Wert den Mittelwert aller $\sigma_{\bar{X}}$-Werte für einen

$\overline{X}$-Intervall von 5° (5,1—10°; 10,1—15°; 15,1—20° usw.) angibt. Es ist aus Abb. 1 ersichtlich, daß zwischen $\overline{X}$ und $\sigma_{\overline{X}}$ keine lineare Proportionalität besteht.

Aus Abb. 1 wurde nun für jeden erhaltenen Mittelwert (bei jedem einzelnen Test!) der dazugehörige mittlere Fehler abgelesen und der mittlere Fehler der Differenz (σ_D) zwischen Krümmungswinkel der Versuchs-Sproßzylinder und Krümmungswinkel der Kontroll-Sproßzylinder berechnet nach $\sigma_D = \sqrt{\sigma_{\overline{x}}^2 + \sigma_{\overline{y}}^2}$ Aus σ_D wurde t berechnet nach

$$t = \frac{\overline{x} - \overline{y}}{\sigma_D}.$$

Bei $m = 20+20-2 = 38$ würde einem P-Wert von 0,05 ein t von 2,02 entsprechen, d. h. alle Differenzen mit $t < 2{,}02$ wären mit größter Wahrscheinlichkeit Zufallsergebnisse. Um auf ein besseres Bezugssystem als die Zahl 2,02 zu kommen, wurden alle t-Werte durch 2,02 dividiert und die erhaltenen Quotienten als t'-Werte bezeichnet.

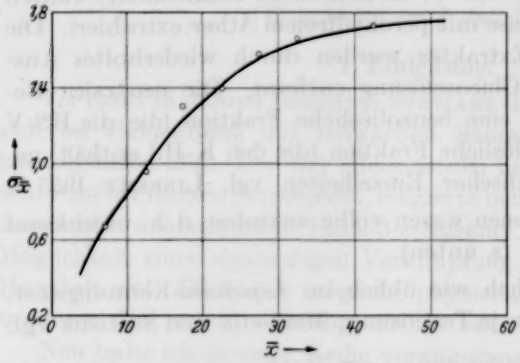


Abb. 1. Die Beziehung zwischen Krümmungswinkel (Mittelwert, $\overline{X}$) und mittlerem Fehler des Mittelwerts ($\sigma_{\overline{X}}$) im *Pisum*-Krümmungstest. Abszisse: $\overline{X}$ in °. Ordinate: $\sigma_{\overline{X}}$ in °.

Die t'-Werte werden in dieser Arbeit ausschließlich angegeben. $t' < 1$ bedeutet also eine Krümmungsförderung, die mit $P > 0{,}05$ in jeder Weise innerhalb der Zufallsgrenzen bleibt; $t' > 1{,}6$ bedeutet eine mit $P < 0{,}0027$ statistisch gesicherte Krümmungsförderung, die auf Auxin in der Testschale schließen läßt. t' gibt bei der geschilderten Berechnungsweise ein Maß für die statistische Sicherung sowohl als auch ein (relatives) Maß für die nachgewiesene Auxinmenge.

Jeder Versuch wurde wenigstens zweimal durchgeführt: einmal mit Extrakt aus Wurzeln und einmal mit Extrakt aus Sprossen grüner Pflanzen. Wenn das Ergebnis in beiden Versuchen gleichartig und in jedem Versuch signifikant war, wurde es als gesichert angesehen. Wurzeln und Sprosse grüner Pflanzen enthalten, qualitativ betrachtet, dieselben Hemmstoffe (LIBBERT 1955b).

3. Empfindlichkeit der HSe gegen schwache Säuren und Alkalien.

Es wurde (1955b) gezeigt, daß der K-HS alkali- und säurelabil und die HS-V alkalilabil und säurestabil ist. Dabei wurden jedoch 5%ige HCl bzw. 1 mol NaOH verwendet, und die Behandlung erfolgte bei 100° C am Rückflußkühler. Bei einer so drastischen Behandlungsweise kann jedoch ein durch Hydrolyse eventuell frei werdendes Auxin zer-

stört werden. Es wurde also zunächst die Beständigkeit der HSe gegen 16stündige Behandlung mit 0,4%iger HCl bzw. 0,5%igem Na_2CO_3 bei Zimmertemperatur untersucht (Tabelle 1).

HS-V (Benzolfraktion) bzw. K-HS (Nicht-Benzolfraktion), in 20 cm³ Aqua dest. gelöst, wurden mit je 30 cm³ einer HCl- oder Na_2CO_3-Lösung versetzt, deren Stärke so bemessen war, daß in den nunmehr 50 cm³ HS-Lösung die HCl-Konzentration 0,4% bzw. die Na_2CO_3-Konzentration 0,5% betrug. Nach 16stündigem Stehen wurde mit Glucose gesättigt, zweimal mit peroxydfreiem Äther ausgeschüttelt und die ätherische HS-Lösung durch Abdestillation des Äthers in Aqua dest. überführt. Die Menge der Aqua dest. war so bemessen, daß die HS-Konzentration dreimal stärker in der wäßrigen Lösung war als in der Pflanze, bezogen auf das Frischgewicht (= HS-Konzentration 3/1). — Zur Kontrolle wurde dieselbe Behandlung, aber mit starken Säuren bzw. Laugen (5% HCl; 1 mol NaOH) und bei 100° C am Rückflußkühler (2 Std) durchgeführt.

Tabelle 1. *Hydrolyse der HSe aus Sproß- bzw. Wurzelextrakten.* *Lepidium*-Keimungstest. Zahlen: Keimung in Prozent.

		Versuch			
		1	2	3	4
		Sprosse	Wurzeln	Sprosse	Wurzeln
Kontrolle (Aqua dest.)		60	86	80	72
Korrelations-HS	nicht hydrolysiert	38	63	53	38
	hydrolysiert mit HCl 5%	57	83	—	—
	hydrolysiert mit HCl 0,4%	61	83	—	—
	hydrolysiert mit NaOH 1mol	—	—	82	73
	hydrolysiert mit Na_2CO_3 0,5%	—	—	79	71
HS-Vorstufe	nicht hydrolysiert	—	—	54	34
	hydrolysiert mit NaOH 1mol	—	—	78	69
	hydrolysiert mit Na_2CO_3 0,5%	—	—	81	72

Tabelle 1 zeigt, daß sich die untersuchten HSe gegen schwache Säuren und Alkalien ebenso verhalten wie gegen starke: Die HS-V ist labil gegen 0,5%iges Na_2CO_3; der Korrelations-HS ist labil gegen 0,4%ige HCl und gegen 0,5%iges Na_2CO_3. Es kann also mit schwachen Säuren bzw. Alkalien eine Hydrolyse des K-HS versucht werden.

4. Hydrolyse der den Korrelations-HS enthaltenden Fraktion zu Auxin.

Der benzolunlösliche Teil der neutralen Fraktion von ätherischen Sproß- bzw. Wurzelextrakten wurde in 20 cm³ Aqua dest. überführt, und es wurden (wie in Abschnitt 3) HCl bzw. Na_2CO_3 zugesetzt. Nach 16stündigem Stehen bei Zimmertemperatur wurde neutralisiert, mit Glucose gesättigt, mit $NaHCO_3$ alkalisch gemacht (1 Teil 8%ige $NaHCO_3$-Lösung auf 9 Teile Extrakt) und mit Äther zweimal ausgeschüttelt. Der Äther wurde verworfen, er enthielt die noch vorhandenen neutralen

Substanzen. Die alkalische Lösung, die die eventuell bei der Hydrolyse entstandenen sauren Substanzen enthalten mußte, wurde mit 15%iger Weinsäurelösung auf p_H 3 gebracht. Dann wurde wieder zweimal mit Äther ausgeschüttelt und die wäßrige Glucoselösung verworfen.

Die in Äther gelösten sauren Substanzen wurden durch Abdestillation des Äthers in Aqua dest. überführt, dessen Menge so bemessen war, daß die Konzentration der gelösten Stoffe zehnmal höher war als in der Pflanze (bezogen auf das Frischgewicht).

Diese hohe Konzentration wurde gewählt, weil, wenn überhaupt, so nur mit geringen Auxinmengen gerechnet werden konnte, die bei der Hydrolyse frei werden. Die wäßrigen Lösungen wurden im *Pisum*-Krümmungstest auf ihren Auxingehalt getestet.

Gleichzeitig mit jeder hydrolysierten HS-Lösung wurde zur Kontrolle eine zweite, gleich starke ebenso behandelt, nur ohne Zusatz von Säure oder Lauge. Hier wurde also der betreffende HS nicht hydrolysiert, sondern nur 16 Std bei Zimmertemperatur stehengelassen.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 dargestellt. Es zeigt sich, daß *in dem benzolunlöslichen Teil der neutralen Fraktion sowohl von Sproß- als auch von Wurzelextrakten ein Stoff vorhanden ist, der bei schwach saurer bzw. alkalischer Hydrolyse ein saures Auxin ergibt.*

Tabelle 2. *Hydrolyse der verschiedenen HS-Fraktionen aus Sproß- bzw. Wurzelextrakten zu Auxin.*
Pisum-Krümmungstest. Zahlen: *t'*-Werte.

Versuch	Untersuchte HS-Fraktion	Hydrolysiert mit %	HS extrahiert aus	Nicht hydrolysiert	Hydrolysiert
1	K-HS	HCl 0,4	Sprossen	+0,6	+6,2
2	K-HS	HCl 0,4	Wurzeln	−0,8	+3,7
3	K-HS	Na_2CO_3 0,5	Sprossen	−0,7	+2,4
4	K-HS	Na_2CO_3 0,5	Wurzeln	+0,1	+2,6
5	HS-V	HCl 0,4	Sprossen	±0,0	+0,5
6	HS-V	HCl 0,4	Wurzeln	−0,2	+0,2

In gleicher Weise erfolgte die Untersuchung des benzollöslichen Teiles der neutralen Fraktion, der die HS-V enthält. In dieser Fraktion ist (Tabelle 2) kein Stoff vorhanden, der sich zu Auxin hydrolysieren läßt.

5. Zur Identifikation des bei der Hydrolyse frei werdenden Auxins.

Vor der Lieferung von Beweisen dafür, daß das frei werdende Auxin tatsächlich aus dem K-HS selbst stammt, soll eine Identifizierung des freiwerdenden Auxins versucht werden. Und zwar wurde dieses auf seine Beständigkeit gegen Erbsenenzym und auf seine Säure-Laugen-Stabilität untersucht.

Die Untersuchung der Säure-Laugen-Stabilität geschah einfach dadurch, daß die benzolunlösliche, neutrale Fraktion (enthält K-HS) nicht schwach, sondern stark alkalisch bzw. sauer hydrolysiert wurde (1mol NaOH oder 5%ige HCl; 2 Std Rückflußkühler, 100° C). Im übrigen war die Methode dieselbe wie in Abschnitt 3.

Nach stark alkalischer Hydrolyse der K-HS-Fraktion läßt sich (Tabelle 3) Auxin nachweisen, nach stark saurer Hydrolyse dagegen nicht. Da aber bei schwach saurer Hydrolyse (Abschnitt 3) Auxin frei wird, zeigen diese Versuche, daß *das frei werdende Auxin alkalistabil, aber säurelabil* ist.

Tabelle 3. *Untersuchung der Säure-Laugen-Stabilität des bei der Hydrolyse der K-HS-Fraktion frei werdenden Auxins.*
Pisum-Krümmungstest. Zahlen: *t'*-Werte.

Versuch	K-HS extrahiert aus	Hydrolysiert mit HCl 5 %	Hydrolysiert mit NaOH 1 mol
1	Sprossen	−0,1	+2,3
2	Wurzeln	+0,1	+4,0

Tabelle 4. *Untersuchung der Beständigkeit des bei der Hydrolyse der K-HS-Fraktion frei werdenden Auxins gegen Erbsenenzym.*
Pisum-Krümmungstest. Zahlen: *t'*-Werte.

Versuch	K-HS extrahiert aus	Auxin nicht enzymbehandelt	Auxin erbsenenzymbehandelt
1	Sprossen	+4,5	+0,4
2	Wurzeln	+3,2	+0,4

Das Erbsenenzym wurde nach Gordon und Sanchez-Nieva (1949a) hergestellt. Die K-HS-Fraktion wurde stark alkalisch (1mol NaOH, 2 Std Rückflußkühler) hydrolysiert, das frei werdende Auxin (vgl. Abschnitt 3) abgetrennt, die ätherische Auxin-Lösung zur Trockene eingedampft und unter Zusatz einiger Tropfen Chloroform 16 Std mit 100 cm³ erbsenenzymhaltigem Phosphatpuffer (p_H 6,8) im Dunkeln bei Zimmertemperatur geschüttelt. Dann wurde bei p_H 3 zweimal mit Äther ausgeschüttelt, die ätherische Lösung in Wasser überführt und im *Pisum*-Krümmungstest geprüft.

Das bei der Hydrolyse frei werdende Auxin wird (Tabelle 4) *durch Erbsenenzym zerstört.* Dieses Ergebnis, im Verein mit der obengenannten Laugenfestigkeit und Säureempfindlichkeit, macht es *wahrscheinlich, daß das frei werdende Auxin IES ist*[1]. Über die papierchromatographische Untersuchung des Auxins (und der HSe selbst) werde ich in einer späteren Veröffentlichung berichten.

6. Über die Herkunft des bei der Hydrolyse der K-HS-Fraktion frei werdenden Auxins.

Es wurde bisher nur gezeigt, daß durch Hydrolyse der K-HS-Fraktion IES frei wird, dagegen nicht, daß dieses Auxin aus dem K-HS

[1] Terpstra (1953) zeigte zwar, daß die Methode der IES-Identifikation nach der Säure-Lauge-Stabilität nur bedingt anwendbar ist, da die IES zum sehr kleinen Teil auch säurestabil ist. Das ändert nichts an der Deutung der vorliegenden Versuche: Dieser sehr kleine Teil dürfte in den vorliegenden Versuchen nicht ausgereicht haben, um im *Pisum*-Krümmungstest ein Überschreiten der Fehlergrenze möglich zu machen.

selbst stammt. Es könnten irgendwelche neutralen, ätherlöslichen und benzolunlöslichen Auxin-Precursors in der K-HS-Fraktion mit vorliegen, die durch Säure- bzw. Laugebehandlung wenigstens zum Teil in Auxin umgewandelt werden.

In der neutralen Phase ätherischer *Pisum*-Extrakte wurde Indol-3-acetaldehyd (IAc) wiederholt nachgewiesen (LARSEN 1944, LIBBERT 1955a). Möglicherweise könnte ein Teil davon durch die Säure- bzw. Alkalibehandlung in IES umgewandelt worden sein. Deshalb wurde in weiteren Versuchen vor der (schwach sauren) Hydrolyse der IAc aus der K-HS-Fraktion abgetrennt, und zwar mit Hydroxylamin nach LIBBERT (1955a). Die weitere Behandlung erfolgte wie üblich.

Durch die IAc-Abtrennung vor der Hydrolyse wurde am Versuchsergebnis nichts geändert (Tabelle 5, Versuch 1 und 2). Die Differenzen der frei werdenden Auxinmengen sind insignifikant. *Damit scheidet IAc als Precursor für das frei werdende Auxin aus.*

Tabelle 5. *Hydrolyse der K-HS-Fraktion aus Sproß- bzw. Wurzelextrakten zu Auxin unter Abtrennung des IAc vor oder während der Hydrolyse.* *Pisum*-Krümmungstest. Zahlen: *t'*-Werte.

Versuch	K-HS extrahiert aus	IAc nicht entfernt	IAc entfernt	
			vor der Hydrolyse	während der Hydrolyse
1	Sprossen	+4,5	+4,1	—
2	Wurzeln	+3,2	+2,8	--
3	Sprossen	+4,9	—	+4,6
4	Wurzeln	+4,7	—	+5,4

Es besteht jedoch die Möglichkeit des Vorkommens einer Reihe anderer IES-Precursors in der K-HS-Fraktion. Es sei bereits hier auf eine neuere Arbeit von BONDE (1953) hingewiesen, der in der neutralen Phase von *Pisum*-Extrakten weitere Precursors, vor allem Tryptamin, vermutet. Allen diesen IES-Precursors (mit Ausnahme des Indol-3-acetonitrils, s. Diskussion) ist aber gemeinsam, daß ihre Umwandlung zu IES über IAc als Zwischenstufe verläuft (s. z. B. GORDON und SANCHEZ-NIEVA 1949b. Über eine abweichende Ansicht von WILDMAN, FERRI und BONNER 1947 vgl. Diskussion). Es wurde deshalb nach einer Methode gesucht, IAc während der Hydrolyse des K-HS laufend abzufangen und damit die IES-Entstehung aus derartigen Precursors auszuschließen.

Dazu ist nur eine Methode geeignet, mit der sich IAc nicht nur bei neutraler, sondern auch bei saurer oder alkalischer Reaktion abtrennen läßt. Dazu erwies sich die Aldehydreaktion mit Bisulfit, ausgeführt bei p_H 1,3, als geeignet.

Die Zuverlässigkeit der Methode wurde mit Benzaldehyd geprüft. Der Benzaldehyd-Nachweis erfolgte nach BAUER-MOLL 1954 (Benzaldehyd + HNO_3 + Azeton + NaOH → blauer Indigo-Niederschlag). Wurde 1 Tropfen Benzaldehyd mit $NaHSO_3$-Lösung geschüttelt, so ließ sich im ätherischen Auszug der Mischung kein Benzaldehyd mehr nachweisen. Das Ergebnis blieb unverändert, wenn während des Schüttelns mit $NaHSO_3$ ein p_H-Wert von 1,3 (eingestellt durch Zugabe von HCl) herrschte.

Es wurde deshalb die K-HS-Fraktion in 5 cm³ Aqua dest. überführt, mit 45 cm³ gesättigter $NaHSO_3$-Lösung versetzt und durch Zugabe von etwas 10%iger HCl auf p_H 1,3 gebracht. Nach 16stündigem Stehen wurde das Gemisch durch Zugabe von NaOH auf p_H 3 gebracht, mit Glucose gesättigt und zweimal mit Äther ausgeschüttelt. Dabei hätten alle entstandenen Aldehyd-Bisulfit-Anlagerungsprodukte in der wäßrigen Phase verbleiben müssen, die dann verworfen wurde. Die ätherische Phase wurde zweimal mit alkalischer Glucoselösung ausgeschüttelt, enthielt dann nur noch die neutralen Substanzen und wurde verworfen. Die alkalische Glucoselösung wurde angesäuert, zweimal mit Äther ausgeschüttelt und verworfen, die ätherische Lösung durch Abdestillation des Äthers in Aqua dest. überführt und getestet. Mit gleich starker K-HS-Lösung wurde zur Kontrolle ebendieselbe Behandlung durchgeführt, aber unter Verwendung von Aqua dest. an Stelle von $NaHSO_3$-Lösung.

Aus Tabelle 5, Versuch 3 und 4, geht hervor, daß *auch dann, wenn IAc während der Hydrolyse laufend abgefangen wird, die Auxinausbeute unverändert bleibt.* Damit ist die Auswahl der Substanzen, die als Quelle für die bei der Hydrolyse frei werdende IES in Frage kommen, sehr weit eingeengt.

Tabelle 6. *Hydrolyse der K-HS-Fraktion aus Sproß- bzw. Wurzelextrakten zu Auxin nach vorheriger Abtrennung des K-HS durch Adsorption an Aktivkohle.* *Pisum*-Krümmungstest. Zahlen: *t'*-Werte.

Versuch	K-HS extrahiert aus	Keine Kohlebehandlung	Kohlebehandlung
1	Sprossen	+3,0	+0,9
2	Wurzeln	+3,3	+0,2

Eine weitere Möglichkeit zur Einengung ergibt sich aus der Tatsache, daß der K-HS quantitativ an Aktivkohle adsorbierbar ist (Libbert 1955b). Es dürfte also aus einer K-HS-Fraktion nach erfolgter Behandlung mit Aktivkohle bei der Hydrolyse kein Auxin frei werden, wenn der K-HS selbst die Auxinquelle ist.

Es wurde die wäßrige K-HS-Fraktion mit Aktivkohle 15 min geschüttelt, filtriert, gut nachgespült, eingeengt und nach Abschnitt 3 mit 1mol NaOH 2 Std (Sprosse) oder mit 0,5%iger HCl 16 Std (Wurzeln) behandelt. Tabelle 6 zeigt, daß nach der Kohlebehandlung kein Auxin mehr nachzuweisen war. *Der Stoff, aus dem bei der Hydrolyse Auxin frei wird, ist also an Aktivkohle adsorbierbar.*

7. Hydrolyse der K-HS-Fraktion zu Auxin nach Einwirkung von H_2O_2.

Der K-HS ist empfindlich gegen H_2O_2 (Libbert 1955b). Diese Eigenschaft teilt er mit der HS-V, die nach der eingangs ausgesprochenen Arbeitshypothese ein Bestandteil des K-HS-Moleküls ist. Davon ausgehend, wurde die Frage aufgeworfen, ob die H_2O_2-Behandlung nur den HS-V-Teil des K-HS-Moleküls träfe oder auch den Auxinteil, d. h. ob sich aus einer H_2O_2-behandelten K-HS-Fraktion noch durch Hydrolyse Auxin erhalten läßt (immer vorausgesetzt, daß das frei gewordene Auxin aus dem K-HS selbst stammt, was, wie in der Diskussion gezeigt werden wird, ziemlich sicher ist).

Die K-HS-Fraktion wurde nach LIBBERT (1955b) mit H_2O_2 behandelt, das Peroxyd durch dreimaliges Eindampfen zur Trockene restlos entfernt. Im Anschluß daran wurde die übliche Hydrolyse mit 0,5%iger HCl durchgeführt.

Eine H_2O_2-Behandlung verhindert (Tabelle 7, Versuch 1 und 2) *also nicht das Freiwerden von Auxin bei der Hydrolyse; allerdings kann* (Versuch 2) *die Auxinausbeute in signifikanter Weise beeinträchtigt werden.* Es ist also nur der HS-V-Teil des K-HS-Moleküls völlig H_2O_2-labil.

Der Auxinteil des K-HS-Moleküls verhält sich also gegen H_2O_2 wie IES selbst: „... gegen Oxydation mit H_2O_2 ist es in gewissem Grade empfindlich" (SÖDING 1952).

Tabelle 7. *Hydrolyse der K-HS-Fraktion aus Sproß- bzw. Wurzelextrakten zu Auxin nach vorheriger H_2O_2-Behandlung.*
Pisum-Krümmungstest. Zahlen: t'-Werte.

Versuch	K-HS extrahiert aus	Hydrolysiert	H_2O_2-behandelt, dann hydrolysiert	H_2O_2-behandelt
1	Sprossen	+ 3,6	+ 3,0	—
2	Wurzeln	+ 6,3	+ 4,3	—
3	Sprossen	+ 6,9	—	± 0,0
4	Wurzeln	+ 3,6	—	+ 0,8

Sehr häufig wird die IES als H_2O_2-labil bezeichnet. Im Gegensatz dazu fanden SIEGEL und WEINTRAUB (1952), daß IES völlig resistent gegen H_2O_2 sei, dieses nur mit allen daraufhin untersuchten Auxin-Testverfahren interferiere. Im Einklang mit der o. a. Ansicht SÖDINGs kann ich berichten, *daß bei der hier gewählten Methode der H_2O_2-Behandlung* (20 cm³ IES + 1 cm³ 30%iges H_2O_2, 20 min Rückflußkühler, 3mal zur Trockene und jeweils mit einigen Kubikzentimeter Aqua dest. wieder aufgenommen) *und anschließendem Pisum-Krümmungstest IES* (10^{-7} g/cm³) *durch H_2O_2 teilweise inaktiviert wird:* Unbehandelte IES ergab $t' = 5{,}2$; H_2O_2-behandelte IES $t' = 2{,}9$. Die Differenz ist signifikant.

Wird die K-HS-Fraktion nur mit H_2O_2 behandelt, ohne anschließende Hydrolyse, so wird kein Auxin frei (Tabelle 7, Versuch 3 und 4). H_2O_2 bewirkt also keine Abspaltung des HS-V-Teiles des K-HS-Moleküls, sondern nur eine Veränderung desselben, die den Verlust der HS-Wirksamkeit nach sich zieht.

8. Versuche zur in vitro-Synthese des K-HS aus HS-V und IES.

Wenn sich, wie bisher gezeigt wurde, der K-HS zu Auxin hydrolysieren läßt, also wahrscheinlich sich in HS-V und IES zerlegen läßt, erscheint der Versuch nicht als aussichtslos, umgekehrt HS-V und IES miteinander zu K-HS reagieren zu lassen, zumal TEGETHOFF (1951) zeigen konnte, daß IES beim 24stündigen Stehen (25°) mit einem anderen, durch Kataphorese aus Mais-Scutellumbrei gewonnenen HS unter Bildung des sog. inaktiven Wuchsstoffes reagiert. Wenn man also HS-V-Fraktion (benzollösliche Fraktion) und IES miteinander längere Zeit

stehenläßt, sollte sich bei einer Reaktion der beiden nach Abtrennung der überschüssigen IES eine Hemmungsverstärkung ergeben, da der K-HS stärker hemmend wirkt als die HS-V.

Die HS-V-Fraktion (je 15 cm³ Lösung, wäßrig) wurde mit 15 cm³ IES-Lösung (Konzentration 2×10^{-6} g/cm³) versetzt, so daß also die IES-Konzentration in der Gesamtlösung 10^{-6} betrug. Kontrollen wurden statt mit IES mit 15 cm³ Aqua dest. versetzt. Die Lösungen standen in verschlossenen Jodzahlkolben 20 Std im Dunkeln bei 27° C. Dann wurden sie mit Glucose gesättigt, mit $NaHCO_3$ alkalisch gemacht und mit Äther ausgeschüttelt. Die in der alkalischen Glucoselösung verbliebene IES wurde mit dieser verworfen, die ätherische HS-Lösung zur Entfernung etwa noch vorhandener IES noch zweimal mit alkalischer Glucoselösung ausgeschüttelt; der ätherische Extrakt war dann (auch bei den unten angeführten Versuchen mit 100mal höherer IES-Konzentration) IES-frei, wie im *Pisum*-Krümmungstest (ohne Anwesenheit der HSe) gezeigt werden konnte. Dann wurden die HSe durch Abdestillation des Äthers in Aqua dest. überführt und im *Lepidium*-Keimungstest getestet. Die HS-Konzentration in der Testlösung betrug 3/1.

Die Ergebnisse der Kombinationsversuche HS-V + IES 10^{-6} g/cm³ sind in Tabelle 8, Versuch 1 und 2 dargestellt. Es ist ersichtlich, daß durch die IES-Behandlung keine Hemmungsverstärkung erreicht wurde; die in vitro-Reaktion ist nicht geglückt.

Es besteht die Wahrscheinlichkeit, daß die Reaktion HS-V + IES in vivo fermentativ beschleunigt wird. Bei einer Erhöhung der IES-Konzentration würde dann die Aussicht bestehen, die Reaktion in gewissem Umfange auch in vitro durchzuführen. Es wurde deshalb die *IES-Konzentration auf das 100fache, also 10^{-4} g/cm³, erhöht* (Tabelle 8, Versuch 3 bis 7).

Auf diese Weise wurde nun tatsächlich eine Hemmungsverstärkung erreicht. Sie trat in jedem Versuch auf, war jedoch in keinem signifikant. Die gemeinsame ereignisstatistische Auswertung der 3 Versuche mit Sproßextrakten bzw. der 2 Versuche mit Wurzelextrakten nach Hosemann (1949, vgl. Libbert 1954b) führte jedoch zu einwandfreier statistischer Sicherung.

Beispiel. Sprosse: In HS-V, unbehandelt, insgesamt gekeimt: 383 von 600 Samen. In HS-V, IES-behandelt, insgesamt gekeimt: 338 von 600 Samen. Die beiden Zahlen gegeneinander gesichert, gibt $t = 2{,}67$ und $P = 0{,}008$. Dabei blieb unberücksichtigt, daß in 3 Einzelversuchen die Differenz zwischen HS-V unbehandelt und HS-V behandelt das gleiche Vorzeichen hatte. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß das auf Zufall beruht, ist 0,25; der tatsächliche P-Wert ist also $0{,}008 \times 0{,}25 = 0{,}002$.

Dieses Ergebnis ist nicht anders zu deuten, als daß die HS-V unter der Einwirkung von IES eine Umwandlung erfahren hat, die zur Steigerung ihrer hemmenden Wirkung führt. Das fügt sich bestens in das hier entwickelte Schema: HS-V und IES reagieren miteinander zum K-HS.

Es war ursprünglich geplant, zu prüfen, ob bei der IES-Behandlung der benzollöslichen HS-V ein benzolunlöslicher HS (denn der K-HS ist benzolunlöslich) entstünde, und ob während der IES-Behandlung ein IES-Verbrauch stattfände.

Tabelle 8. *Der Effekt einer 20stündigen IES-Behandlung auf die Wirksamkeit der HS-V im Lepidium-Keimungstest.*
Zahlen: Keimung in Prozent.

Versuch	Kontrolle (Aqua dest.)	HS-V extrahiert aus	HS-V, unbehandelt	HS-V, behandelt mit IES		p
				10^{-6}	10^{-4}	
1	85	Sprossen	64	61	—	
2	76	Wurzeln	57	57	—	
3	82	Sprossen	63	—	56	
4	81	Sprossen	69	—	61	
5	80	Sprossen	60	—	53	
3—5	80,8	Sprossen	63,7	—	56,3	0,0020
6	76	Wurzeln	59	—	46	
7	78	Wurzeln	64	—	53	
6—7	76,8	Wurzeln	61,3	—	49,3	0,0004

Darauf mußte wegen der geringen erzielten Effekte verzichtet werden, auf letzteres auch noch außerdem, weil die zur Reaktion notwendige IES-Konzentration so hoch lag.

Bei Betrachtung der Tabelle 8 fällt auf, daß bei den Wurzelextrakten der Effekt einer IES-Behandlung stärker ist als bei den Sproßextrakten. Möglicherweise läßt sich das damit erklären, daß die Konzentration an HS-V in der Wurzel höher ist als im Sproß, eine Tatsache, die ich in früheren Arbeiten schon mehrfach erwähnt habe.

9. Diskussion.

Die in dieser Arbeit beschriebene Substanz, die sich zu Auxin (mit größter Wahrscheinlichkeit zu IES) hydrolysieren läßt, ist ätherlöslich, benzolunlöslich, neutral und adsorbierbar an Aktivkohle. Sie liegt also in derselben Phase der Erbsenextrakte vor wie der K-HS.

Welcher Art kann diese Substanz (im Lichte der vorhandenen Literatur) sein? Als Quellen für die frei werdende IES wären denkbar: 1. Ein IES-Eiweißkomplex; 2. ein Indolderivat, das a) auf dem direkten Wege der IES-Synthese aus Tryptophan liegen kann, das b) nicht auf diesem direkten Wege liegt; 3. eine Verbindung von IES mit einem zweiten spezifischen Wirkstoff.

1. IES-Eiweiß-Komplexe wurden mehrfach als IES-Precursors beschrieben (BRAMESFELD 1955, dort weitere Literatur). Sie zeichnen sich ausnahmslos dadurch aus, daß sie nicht ätherextrahierbar sind, kommen also zur Deutung der vorliegenden Versuche nicht in Frage. In diesem Zusammenhang sei auch die von AVERY und Mitarbeitern untersuchte IES-Vorstufe genannt, die zwar nach ursprünglicher Ansicht der Verfasser (AVERY, BERGER und SHALUCHA 1941) kein IES-Eiweißkomplex ist, während aber bei späteren Versuchen (BERGER und AVERY 1944) diese Möglichkeit doch wieder diskutiert wurde. Auch dieser

Precursor ist nicht ätherlöslich, scheidet also im Zusammenhang mit den vorliegenden Versuchen ebenfalls aus.

2. a) Die Biosynthese der IES geht vom Tryptophan aus und verläuft über eine Reihe von Zwischenstufen, die mit Recht als Auxin-Precursors bezeichnet werden, und die in Pflanzenextrakten vorliegen können. Welchen Weg der Biosynthese (etwa, in Anlehnung an Gordon und Sanchez-Nieva 1949b oder Bonde 1953, über Indol-3-brenztraubensäure oder über Tryptamin) man auch annimmt, immer bleibt, wie auch Gordon und Sanchez-Nieva (1949b) hervorheben, die unmittelbare Vorstufe der IES der Indolyl-3-acetaldehyd (IAc), und damit scheiden sämtliche bekannten und unbekannten, auf diesem Synthesewege liegenden Auxin-Precursors als Quelle für das in den vorliegenden Versuchen hydrolytisch freigesetzte Auxin aus, da durch laufendes Abfangen des IAc während der Hydrolyse (Versuche mit $NaHSO_3$) die Auxinausbeute nicht vermindert wurde.

Wildman, Ferri und Bonner (1947, vgl. Wildman und Bonner 1948) glauben, daß die Biosynthese der IES aus Tryptophan wohl über Indol-3-brenztraubensäure verläuft, nicht aber über IAc, da in ihren Versuchen isolierte Blattscheiben jene und auch Tryptophan zu Auxin umwandelten, nicht aber IAc. Selbst wenn man sich über die theoretischen Schwierigkeiten dieser Vorstellung hinwegsetzen sollte, ändert das nichts an der Beweiskräftigkeit meiner $NaHSO_3$-Versuche: Denn nach Wildman, Ferri und Bonner (1947) wird auch die von ihnen untersuchte IES-Synthese aus Tryptophan durch eine 10^{-3} mol Lösung des „Keto-Fixativs" $NaHSO_3$ völlig unterbunden, was sie auf Reaktion des Bisulfits mit der Indol-3-brenztraubensäure zurückführen.

Es müssen an dieser Stelle die Versuche von Bonde (1953) besprochen werden. Bonde fand in der neutralen Phase von ätherischen *Pisum*-Extrakten einen Stoff, der bei Behandlung mit *Avena*-Koleoptilsaft Auxin ergab. Er hielt diesen Stoff für Tryptamin, machte aber selbst auf eine Schwierigkeit aufmerksam: Tryptamin reagiert alkalisch, während die Fraktion, aus der Bonde Auxin erhielt, keine alkalischen, sondern nur neutrale Stoffe enthielt. Bonde glaubt diese Schwierigkeit durch die Annahme zu überbrücken, daß das Tryptamin durch Bindung an einen anderen Stoff neutralisiert sei. Dann liegt jedoch kein Grund mehr vor, überhaupt Tryptamin in der neutralen Phase zu vermuten, denn ebensogut wie dies kann die IES selbst durch Bindung an einen anderen Stoff neutralisiert worden sein. Es ist also möglich, daß Bonde bei seinen Versuchen den K-HS in der Hand gehabt hat und ihn, trotz seiner neutralen Reaktion, für Tryptamin gehalten hat.

b) In Pflanzen nachgewiesene Indolderivate, die nicht auf dem Synthesewege Tryptophan → IES liegen, sind vor allem Indol-3-aceto-

nitril (z. B. JONES, HENBEST, SMITH und BENTLEY 1952) und vielleicht der Äthylester der IES (TEUBNER 1953). Abgesehen davon, daß diese Stoffe, soweit dem Autor bekannt, in Leguminosen noch nicht nachgewiesen wurden[1], können sie mit dem Stoff, aus dem bei Hydrolyse Auxin frei wird, nicht identisch sein, da sie im Unterschied zu diesem (Abschnitt 5) nicht an Kohle adsorbierbar sind.

3. Es bleibt die Möglichkeit, daß der in Frage kommende, hydrolytisch Auxin ergebende Stoff eine Verbindung ist zwischen IES und einem anderen spezifischen Wirkstoff. Diese Möglichkeit wird vor allem auch dadurch gestützt, daß dieser andere Wirkstoff in vitro, wenn auch in beschränktem Umfange, mit IES zu reagieren scheint (Abschnitt 7).

Zu diesen IES-Wirkstoff-Verbindungen gehört der Korrelations-HS, den ich für die Quelle des bei der Hydrolyse frei werdenden Auxins halte. Es müssen jedoch in diesem Zusammenhang erst noch 3 andere, aus der Literatur bekannte, derartige Verbindungen besprochen werden.

a) Der erstmalig von Voss (1939) beschriebene „inaktive Wuchsstoff" des Maiskeimlings wurde vor allem in *Zea Mays*, aber auch in der *Avena*-Koleoptile, in Kartoffelknollen und in Getreidewurzeln nachgewiesen und untersucht. Vor allem nach den Vorstellungen TEGETHOFFs (1951) und POHLs (1951) handelt es sich um das Reaktionsprodukt zwischen IES und dem „Scutellum-HS", die Reaktion erfolgt nach POHL (1951) in zwei Schritten: einer adsorptiven Bindung und einem zweiten, nur bei bestimmtem r_H-Wert ablaufenden weiteren Umbau zu inaktivem Wuchsstoff. Daß inaktiver Wuchsstoff und Scutellum-HS nicht identisch sind mit K-HS und HS-V, konnte ich (1955b) auf Grund des verschiedenen chemischen Verhaltens folgern. Aber auch als Quelle für das in den vorliegenden Versuchen hydrolytisch freigesetzte Auxin kommt der inaktive Wuchsstoff nicht in Frage: Obwohl über den inaktiven Wuchsstoff eine ganze Reihe von Arbeiten vorliegen (Voss 1939, FUNKE 1943, FUNKE und SÖDING 1948, MEYER 1950, BAUMEISTER 1951, POHL 1951, TEGETHOFF 1951, VOGT 1951), wurde dieser (sowie auch der Scutellum-HS) nie in ätherischen Extrakten nachgewiesen, und VOGT (1951) berichtete, daß der inaktive Wuchsstoff sich mit Äther praktisch gar nicht extrahieren läßt.

Der Scutellum-HS läßt sich nach TEGETHOFF (1951) nicht mit organischen Lösungsmitteln aus wäßriger Lösung ausschütteln. Deshalb wäre er, wenn er in ätherischen *Pisum*-Extrakten vorhanden gewesen wäre, nicht in die HS-V-Fraktion aus grünen Sprossen gelangt, die in den in

[1] Das Vorkommen von IAN in *Pisum* ist zudem sehr unwahrscheinlich, da dieses Objekt nicht auf IAN reagiert. Das gilt unabhängig davon, ob man etwa doch IAN als auf einem direkten Synthesewege der IES aus Tryptophan liegend annimmt (THIMANN 1954: Amer. Scientist **42**, 589).

Abschnitt 7 besprochenen Versuchen zur in vitro-Synthese des K-HS verwendet wurde; denn, wie bereits erwähnt (LIBBERT 1955b), wird von mir bei chlorophyllhaltigen Pflanzenextrakten ein etwas variiertes Verfahren zur Trennung in saure und neutrale Phase verwendet, bei dem alle HSe aus wäßriger Lösung mit Äther ausgeschüttelt werden.

b) TERPSTRA (1953) machte auf einen Auxinkomplex aufmerksam, der in der *Avena*-Koleoptile vorliegt. Es wurde jedoch gleichzeitig gezeigt, daß dieser Komplex äußerst labil ist und schon beim Ausschütteln mit Äther aus angesäuerter wäßriger Lösung zersetzt wird. Da ein derartiges Ausschütteln bei allen meinen Versuchen im Laufe der Trennung in saure und neutrale Phase durchgeführt wurde, kommt auch dieser Komplex für die Deutung meiner Versuche nicht in Frage. Bemerkenswert ist, daß TERPSTRA ihren Auxinkomplex für möglicherweise identisch mit dem inaktiven Wuchsstoff hält, und daß das ein Grund mehr wäre, den inaktiven Wuchsstoff aus unseren Betrachtungen auszuschalten.

c) Schließlich sei hier noch an den in der Einleitung angeführten, von STEWART (1939) gefundenen HS erinnert, der bei der Hydrolyse Auxin ergibt. Nach allem, was über diesen HS bekannt ist, halte ich es für möglich, daß er mit dem K-HS identisch ist: Er ist neutral, mit Säure oder Lauge zu Auxin, wahrscheinlich IES, hydrolysierbar und vor allem mit Äther extrahierbar. Es wird eine Esterbindung zwischen IES und einer zweiten Komponente vermutet.

Dasselbe gilt für den K-HS. Da er nicht sauer reagiert, die IES als einer seiner Bestandteile aber eine Carboxylgruppe besitzt, muß zwangsläufig die Bindung der zweiten Komponente an diese Carboxylgruppe angenommen werden; es wird sich also um eine Esterbindung handeln. Daß die HS-V eine basische Gruppe besitzt, ist nicht ausgeschlossen. Die Knüpfung der Bindung erfolgt in vitro nur sehr langsam und unvollständig (Abschnitt 7), sie wird in der Pflanze wohl fermentativ gesteuert. Das dabei wirksame Ferment dürfte bei der Bildung des K-HS in der intakten Pflanze limiting factor sein[1]; denn daß die HS-V nicht limiting factor ist, habe ich 1955 (b, c) gezeigt, und IES kann aus theoretischen Gründen nicht limiting factor sein (sie wird es erst nach erfolgter Dekapitation): Es kann natürlich keinesfalls alle in der Pflanze vorhandene IES zur Bildung des K-HS aufgebraucht werden.

Betrachten wir rückblickend das Resultat dieser Arbeit, dann dürfte es wohl wahrscheinlich gemacht sein, daß der Korrelationshemmstoff

[1] Möglichkeiten: Das Ferment wirkt unspezifisch und die Geschwindigkeit der Reaktion wird dadurch begrenzt; oder: Der K-HS wirkt als Fermentgift. — Andererseits kann die *freie* IES limiting factor sein, wenn (vgl. TERPSTRA 1953) nur ein geringer Teil der IES frei vorliegt und somit der Reaktion zur Verfügung steht.

sich in IES und Hemmstoffvorstufe hydrolysieren läßt, und daß umgekehrt Hemmstoffvorstufe und IES miteinander unter Bildung des Korrelationshemmstoffes reagieren.

Zusammenfassung.

1. Aus Sprossen und Wurzeln grüner Erbsenpflanzen wurden mit Äther Korrelationshemmstoff und seine Hemmstoffvorstufe extrahiert und auf Grund ihrer unterschiedlichen Benzollöslichkeit voneinander getrennt.

2. Die (neutrale) Fraktion, in der der Korrelations-HS enthalten ist, ergibt bei der Hydrolyse mit schwachen Säuren oder Laugen saures Auxin; die Fraktion, in der die HS-Vorstufe vorliegt, dagegen nicht.

3. Das frei werdende Auxin ist alkalistabil, säurelabil, wird durch Erbsenenzym zerstört und wird für IES gehalten.

4. Wird vor oder laufend während der Hydrolyse Indol-3-acetaldehyd abgefangen, so wird dadurch die hydrolytisch freigesetzte Auxinmenge nicht vermindert.

5. Der Stoff, aus dem hydrolytisch Auxin frei wird, ist (ebenso wie der Korrelations-HS) an Aktivkohle adsorbierbar.

6. Es wird wahrscheinlich gemacht, daß das durch Hydrolyse erhaltene Auxin aus dem Korrelations-HS selbst freigesetzt wird.

7. Nach einer Behandlung mit H_2O_2 läßt sich aus der Korrelations-HS-Fraktion ebenfalls Auxin hydrolytisch freisetzen. Die Auxinausbeute kann durch die H_2O_2-Behandlung beeinträchtigt werden.

8 Wird die Fraktion, in der die HS-Vorstufe enthalten ist, mit einer starken (10^{-4} g/cm³) IES-Lösung 20 Std behandelt und die IES später wieder abgetrennt, dann wird die keimungshemmende Wirksamkeit der HS-Vorstufe leicht, aber signifikant verstärkt.

9. Es wird die Hypothese vertreten, daß in der Pflanze HS-Vorstufe und IES miteinander unter Bildung des Korrelations-HS fermentativ reagieren.

Die vorliegende Arbeit wurde zum Teil in den Räumen des Institutes für Botanik an der Landw.-gärtn. Fakultät der Humboldt-Universität zu Berlin ausgeführt; dem Direktor dieses Institutes, Frau Prof. Dr. VODERBERG, habe ich für die hierbei gezeigte Großzügigkeit herzlichst zu danken. Ebenso gilt mein Dank Frl. CHRISTA HERBST und Frl. HEIDEROSE RUMMLER, deren Mitarbeit an der vorliegenden Arbeit mir sehr wertvoll war.

Literatur.

AVERY, G. S., J. BERGER and B. SHALUCHA: The total extraction of free auxin and auxin precursor from plant tissue. Amer. J. Bot. **28**, 596 (1941). — BAUER, K. H., u. H. MOLL: Organische Analyse. Leipzig 1954. — BAUMEISTER, G.: Wuchs- und Hemmstoffe in der Knolle und im Kraut gesunder und abbaukranker

Kartoffelpflanzen. Planta (Berl.) **38**, 683 (1951). — Berger, J., and G. S. Avery: Chemical and physiological properties of maize auxin precursor. Amer. J. Bot. **31**, 203 (1944). — Bonde, E. K.: Auxins and auxin precursors in acid and nonacid fractions of plant extracts. Bot. Gaz. **115**, 1 (1953). — Bramesfeld, B.: Untersuchungen zur Frage der β-Indolylessigsäure-Bindung im Maisscutellum. Z. Bot. **43**, 103 (1955). — Funke, H.: Über Wuchs- und Hemmstoffe des keimenden Maiskorns. Jb. wiss. Bot. **91**, 54 (1943). — Funke, H., u. H. Söding: Über das Wuchsstoff-Hemmstoffsystem der Haferkoleoptile und der Kartoffelknolle. Planta (Berl.) **36**, 341 (1948). — Gordon, S. A., and F. Sanchez-Nieva: The biosynthesis of auxin in the vegetative pineapple. I, II. Arch. of Biochem. **20**, 356 (1949a); 367 (1949b). — Hosemann, H.: Die Grundlagen der statistischen Methoden für Mediziner und Biologen. Stuttgart 1949. — Jones, E. R. H., H. B. Henbest, G. F. Smith and J. A. Bentley: 3-indoleacetonitrile: a naturally occuring plant growth hormone. Nature (Lond.) **196**, 485 (1952). — Larsen, P.: 3-indole acetaldehyde as a growth hormone in higher plants. Dansk bot. Ark. **11**, Nr. 9 (1944). — Libbert, E.: Zur Frage nach der Natur der korrelativen Hemmung. Flora (Jena) **141**, 271 (1954a). — Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. I, II. Planta (Berl.) **44**, 286 (1954b); **45**, 68 (1955a). — Nachweis und chemische Trennung des Korrelationshemmstoffes und seiner Hemmstoffvorstufe. Planta (Berl.) **45**, 405 (1955b). — Der Einfluß von Blatt und Wurzel auf die auxin-induzierte korrelative Knospenhemmung. Flora (Jena) **142**, 619 (1955c). — Meyer, E.: Über den Wuchsstoff-Hemmstoffgehalt gesunder und abbaukranker Kartoffelknollen. Planta (Berl.) **38**, 213 (1950). — Pätau, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. Biol. Zbl. **63**, 152 (1943). — Pohl, R.: Das Hemmstoff-Wuchsstoffsystem des Maisscutellums. Planta (Berl.) **39**, 105 (1951). — Siegel, S. M., and R. L. Weintraub: Inactivation of 3-indoleacetic acid by peroxides. Physiol. Plantarum (Copenh.) **5**, 241 (1952). — Snow, R.: On the nature of correlative inhibition. New Phytologist **36**, 283 (1937). — Söding, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952. — Stewart, W. S.: A plant growth inhibitor and plant growth inhibition. Bot. Gaz. **101**, 91 (1939). — Tegethoff, B.: Zur Frage der Wuchsstoffinaktivierung im Maisscutellum. Planta (Berl.) **38**, 648 (1951). — Terpstra, W.: Extraction and identification of growth substances with special reference to the *Avena* coleoptile tip. Diss. Utrecht 1953. — Teubner, F. G.: Identification of the auxin present in apple endosperm. Science (Lancaster, Pa.) **118**, 418 (1953). — Vogt, I.: Über den Wuchsstoff- und Hemmstoffgehalt in Getreidewurzeln. Planta (Berl.) **40**, 145 (1951). — Voss, H.: Nachweis des inaktiven Wuchsstoffes, eines Wuchsstoffantagonisten und deren wachstumsregulatorische Bedeutung. Planta (Berl.) **30**, 252 (1939). — Wildman, S. G., and J. Bonner: Observation on the chemical nature and formation of auxin in the *Avena* coleoptile. Amer. J. Bot. **35**, 740 (1948). — Wildman, S. G., M. G. Ferri and J. Bonner: The enzymatic conversion of tryptophane to auxin by Spinach leaves. Arch. of Biochem. **13**, 131 (1947).

Doz. Dr. Eike Libbert, Berlin-Pankow, Miltenberger Weg 13.

Planta, Bd. 46, S. 272—285 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.

DIE WASSERBILANZ PLASMOLYSIERTER PROTOPLASTEN.

Von

HERMANN PRELL.

Mit 6 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. Mai 1955.)

Einleitung.

Die Wasserführung einer plasmolysierten Zelle wird im allgemeinen auf einfache osmotische Gesetzmäßigkeiten zurückgeführt, d. h. auf Konzentrationspotentiale. BOGEN u. PRELL (1953) sowie BOGEN (1953) haben jedoch zeigen können, daß nicht alle plasmolytisch zu beobachtenden Änderungen der Wasserführung mit der Funktion eines einfachen osmotischen Systems in Einklang zu bringen sind. Nimmt man nämlich an, daß die Zelle ein einfaches osmotisches System darstellt, so kann man auf sie die HÖFLERsche Zustandsgleichung anwenden: Das Produkt aus Plasmolysegrad (als Maß für die Wasserführung) und der Konzentration des Plasmolytikums ist konstant: $C \cdot G = \text{konst.}$, wobei der Wert von konst. den sog. „osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse" darstellt. Falls der als Plasmolytikum gelöste Stoff nicht in die Zelle permeiert (Verwendung von Rohrzucker), ist jede Abweichung von der einfachen Beziehung $C \cdot G = \text{konst.}$ als nichtosmotische Änderung der Wasserbilanz zu werten. Solche Abweichungen ließen sich aufzeigen bei *konstanter* plasmolysierender Außenkonzentration (BOGEN 1953) wie auch bei *wechselnder* (BOGEN u. PRELL).

Weiterhin beobachteten BOGEN u. PRELL, daß bei wechselnder Außenkonzentration, d. h. nach zusätzlicher osmotischer Wasserabgabe oder -aufnahme, sich anscheinend zwei verschiedene Prozesse überlagern, die zu der Inkonstanz des Produkts $C \cdot G$ führen. Ob beiden Prozessen die gleiche physiologische Funktion des Protoplasten zugrunde liegt, konnte nicht geklärt werden. Es war daher das Ziel der vorliegenden Untersuchungen, diese Prozesse näher zu analysieren.

Experimenteller Teil.

Allgemeine Versuchstechnik. Plasmometrische Bestimmungen nach HÖFLER; Übertragung der Schnitte mit einem Pinsel aus den Vorratsgefäßen auf den Objektträger, maximale Dauer der mikroskopischen Ausmessung der Zellen 5 Minuten. Zur Vermeidung eines mechanischen Druckes auf den Schnitt wurde das Deckglas durch auf den Objektträger gekittete Glasfäden 0,3 bis 0,5 mm über der Objektträgeroberfläche gehalten. Bei einer Versuchstemperatur von 18—25° C sowie

dem verhältnismäßig großen Flüssigkeitsvolumen unter dem Deckglas war keine Konzentrierung des Plasmolytikums zu befürchten. — Für die grenzplasmolytischen Messungen verwendeten wir Konzentrationsabstufungen von 0,05 Mol. Von zwei Schnitten wurden jeweils 50 Zellen auf Plasmolyseeintritt untersucht. Die jeweiligen Prozentsätze an Plasmolysen bzw. Grenzplasmolysen wurden graphisch gegen die Rohrzuckerkonzentration aufgetragen. Aus der sich ergebenden Kurve interpolierten wir den Wert der Außenkonzentration, dem 50% plasmolysierte Zellen entsprechen. Diesen Wert legten wir als „osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse" fest (CURRIER 1944).

Versuchslösungen. Als Plasmolytikum verwendeten wir ausschließlich Rohrzucker (Handelsware), osmotische Korrektur nach URSPRUNG; gegebenenfalls Zusätze von Natriumazid (Merck, ohne Angabe des Reinheitsgrades). Ansatz aller Lösungen mit bidestilliertem Wasser (davon einmal über Quarz).

Die Objekte. Taraxacum officinale, Freilandmaterial, Sommer bis Herbst 1953, Blattstielunterseite voll ausgewachsener, aber nicht zu alter Blätter, anthocyangefärbte Epidermiszellen etwa 2—4 cm über der Blattbasis. Die mit dem Rasiermesser angefertigten Schnitte (unter der Epidermis zwei bis drei intakte Zellschichten) gelangten nach zehn- bis zwölfstündiger Wässerung in die Versuchslösung. — *Helodea densa*, Warmhausmaterial (18—25° C, schattiger Standort), Winter 1953/54, Epidermis der Blattunterseite. Mit der Schere wurden die apikalen und basalen Blattdrittel entfernt, das verbleibende mittlere Drittel nochmals längs der Mittelrippe geteilt; Messung der Zellen in Schnittmitte. — *Oenothera franciscana*, blühendes und abgeblühtes Freilandmaterial, Spätsommer 1952, Stengelepidermis der „Blattspur" des dritten bis fünften Internodiums von unten. Herstellen der Schnitte durch Abziehen eines Epidermisstreifens mit den darunterliegenden zwei bis drei Zellschichten und Zerschneiden in die gewünschte Schnittgröße; anschließend 10 bis 12 Std Wässerung.

Statistische Auswertung. Die Versuche wurden in mindestens zwei Wiederholungen an jeweils 12 bis 16 Zellen verschiedener Schnitte ausgeführt. Die mittleren Fehler des Mittelwertes der Plasmolysegrade betrugen in den ungünstigsten Fällen $\pm 6\%$, normalerweise $\pm 3\%$. Die in den graphischen Darstellungen mitgeteilten Ergebnisse beziehen sich meist nur auf Versuche eines Tages und eines Blattes. Versuche verschiedener Tage oder an verschiedenen Pflanzen wichen qualitativ praktisch nie voneinander ab, quantitativ jedoch des öfteren. Somit ergab sich die Notwendigkeit, für eine klare Darstellung nur streng vergleichbare Versuche heranzuziehen.

Ergebnisse. Als Maß der Abweichung von $C \cdot G = \text{konst.}$ legten wir die Differenz zwischen theoretisch erwartetem und empirisch ermitteltem Plasmolysegrad fest und bezeichneten den Wert als ΔV (siehe BOGEN u. PRELL). Damit messen wir also die Abweichungen in Einheiten des Plasmolysegrades G. Wenn das ΔV in Versuchen mit *konstanter* Außenkonzentration gemessen wurde, nennen wir es ΔV_K, bei den Versuchen mit *wechselnder* Außenkonzentration (Stufenplasmolysen) ΔV_S.

ΔV_K ergab sich einfach aus der Differenz zwischen den Werten der ersten und der folgenden Messungen des Plasmolysegrades bei konstanter Außenkonzentration; ΔV_S stellt die Differenz zwischen dem bei erhöhter Außenkonzentration empirisch festgestellten und dem für diese

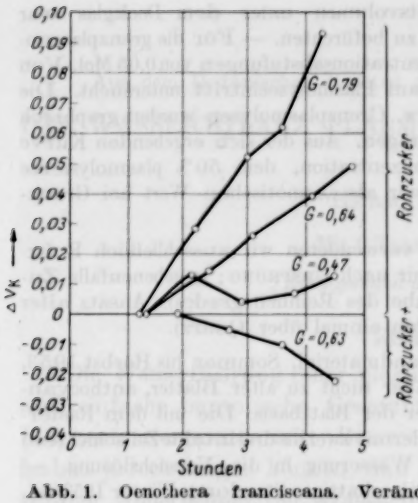


Abb. 1. Oenothera franciscana. Veränderung der nichtosmotischen Wasserführung (ΔV_K) plasmolysierter Protoplaste nach verschieden hohem Anfangsplasmolysegrad in Rohrzuckerlösungen ohne und mit Natriumazidzusatz (10^{-3} Mol).

Konzentration theoretisch nach den osmotischen Gesetzen ($p \cdot v =$ konst., $C \cdot G =$ konst.) errechneten Wert dar.

a) Plasmolyse bei konstanter Außenkonzentration. Oenothera: Aus Abb. 1 geht hervor, daß das Zellvolumen bei konstanter Außenkonzentration zunimmt (ΔV_K). Je höher aber die Außenkonzentration C ist, d. h. je kleiner der Plasmolysegrad G, um so geringer wird ΔV_K (Mittelwerte aus drei Schnitten mit insgesamt 78—93 Zellen).

Helodea zeigt prinzipiell das gleiche Verhalten (Abb. 2). Dort wirkt jedoch eine höhere Außenkonzentration nicht nur im Sinne einer Herabsetzung der Wasseraufnahme, sondern führt — zumindest anfänglich — zu einer starken Wasserabgabe ($G = 0{,}48$). Die Anfangsplasmolysegrade 0,56 und 0,48 (Außenkonzentration 0,600 bzw. 0,800 Mol) sind Parallelen vom gleichen Blatt! Die mit der grenzplasmolytischen Methode bestimmte nichtosmotische Wasseraufnahme nahe an $G =$ 1,0 (unterbrochene Linie) liegt nun auffälligerweise nicht höher als bei 0,5 bzw. 0,6 G, sondern gleich hoch oder tiefer (Versuche verschiedener Tage).

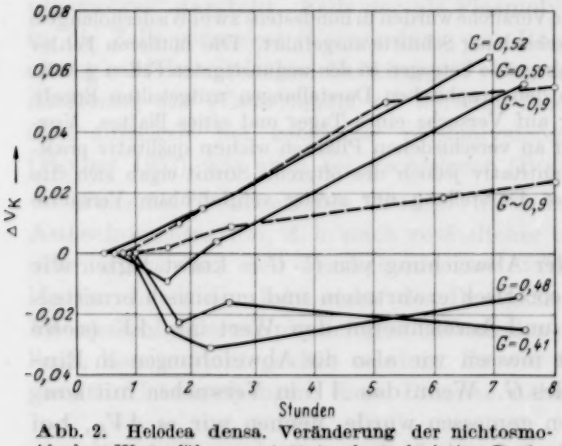


Abb. 2. Helodea densa. Veränderung der nichtosmotischen Wasserführung (ΔV_K) plasmolysierter Protoplaste nach verschieden hohem Anfangsplasmolysegrad (ausgezogene Linien). Die unterbrochen gezogenen Linien zeigen die Ergebnisse zweier mit der grenzplasmolytischen Methode durchgeführter Versuche (Plasmolysegrad wenig unter 1,0).

Diese Ergebnisse bestätigen damit an weiteren Objekten die bereits von BOGEN (1953) an *Taraxacum* beobachtete Abhängigkeit der nichtosmotischen Wasseraufnahme vom Plasmolysegrad.

b) Plasmolyse bei wechselnder Außenkonzentration. Oenothera: Die Wiederholung der Stufenplasmolyseversuche (Bogen u. Prell, Plasmolyse in Rohrzuckerlösungen mit stufenweise steigenden und bis zum Ausgangswert wieder fallenden Konzentrationen) ergab in Übereinstimmung mit den früheren Untersuchungen, daß nach Erhöhung der Außenkonzentration (= osmotischer Wasserentzug) „zu viel" Wasser in der Vakuole verbleibt. Dieser Betrag ΔV_S stellt also ein zusätzliches, nichtosmotisch im Protoplasten festgehaltenes Wasservolumen dar

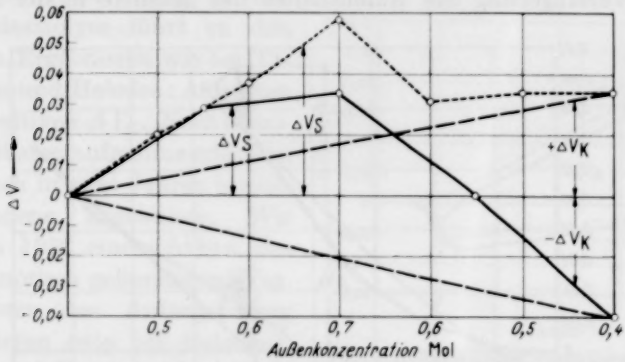


Abb 3. Oenothera franciscana, Stufenplasmolyseversuch. Veränderung der nichtosmotischen Wasserführung bei wechselnder Außenkonzentration (ΔV_S). Ausgezogene Linie Oenothera Herbst 1952, gepunktete Linie Oenothera Herbst 1951 (Bogen u. Prell 1953). Die unterbrochenen Linien stellen die Extrapolationen von ΔV_K dar.

(Abb. 3, ausgezogene Linie). Nach anschließender Erniedrigung der Außenkonzentration auf den Ausgangswert (osmotische Wasseraufnahme) sinkt jedoch die Wasserführung *unter* den Betrag, der zu Versuchsbeginn bei der gleichen Konzentration gemessen wurde, so daß die Zelle zu Versuchsende *weniger* Wasser enthält als zu Beginn. Da dieses zusätzlich abgegebene Wasser vorher nicht osmotisch gebunden gewesen sein kann, müssen wir annehmen, daß schon bei Versuchsbeginn ein gewisser nichtosmotisch gebundener Wasserbetrag in der Zelle war, der bei der osmotischen Wasseraufnahme am Ende des Stufenplasmolyseversuches abgegeben wurde.

In den folgenden Experimenten versuchten wir zu klären, ob zwischen ΔV_K und ΔV_S Zusammenhänge bestehen. Wir kombinierten daher an den gleichen Schnitten beide Versuchsdispositionen (*Helodea* und *Taraxacum*, zunächst konstante, dann wechselnde Außenkonzentration) oder verglichen das Verhalten verschiedener Schnitte der gleichen Pflanze jeweils unter den beiden verschiedenen Versuchsbedingungen *(Oenothera)*.

c) Zusammenhänge zwischen ΔV_K und ΔV_S. Taraxacum: In Abb. 4 sind vier Versuche aufgezeichnet, bei denen ΔV_K und ΔV_S unmittelbar

nacheinander bestimmt wurden. (Für die Berechnung von ΔV_S wurde der letzte Plasmolysegrad vor der Konzentrationserhöhung eingesetzt.) Man erkennt, daß ΔV_S (verursacht durch osmotischen *Wasserentzug*) stets positiv ist. Folgt anschließend eine osmotische *Wasseraufnahme*, so geht es wieder zurück, aber nicht bis auf den Wert vor der Konzentrationserhöhung; es bleibt Wasser in der Zelle „zurück". — Bei der Entstehung von ΔV_S kann es sich nicht um eine noch unvollständige Plasmolyse infolge verringerter Wasserpermeabilität handeln, da sich bei der Verlängerung des Aufenthaltes der Schnitte in der höchsten

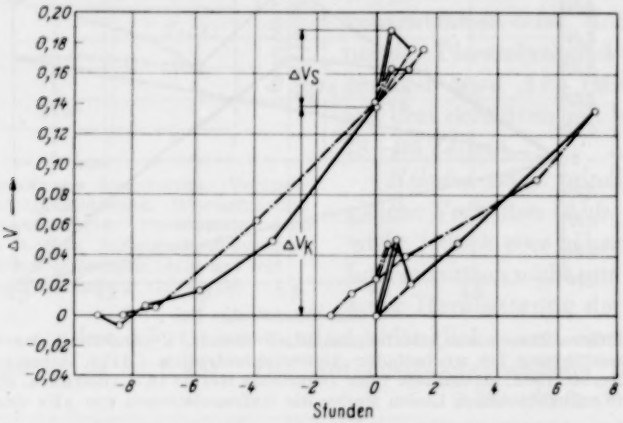


Abb. 4. Taraxacum officinale. Veränderung der nichtosmotischen Wasserführung bei konstanter (einfache Linie) und kurzzeitig erhöhter Außenkonzentration (doppelte Linie). Die Zeitabszisse ist so eingeteilt, daß bei Konzentrationserhöhung die Zeit gleich Null gesetzt wurde. Die einfach gestrichelten Linien stellen die Extrapolationen von ΔV_K dar.

Konzentration von 30 auf 90 Minuten keine statistisch signifikante Verringerung des Plasmolysegrades feststellen ließ. — Verbindet man den Wert des Plasmolysegrades vor der Konzentrationserhöhung mit dem ersten Wert nach Rückkehr in die Anfangskonzentration, so hat es den Anschein, als ob ΔV_K unbeeinflußt von der kurzfristigen Konzentrationserhöhung (30—40 Minuten) weiterläuft. Die in Abschnitt a) beobachtete Verringerung der nichtosmotischen Wasseraufnahme bei verstärkter Plasmolyse wird innerhalb der kurzen Zeit der Konzentrationserhöhung noch nicht sichtbar.

Helodea: Auch hier läßt sich bei osmotischem Wasserentzug ein zusätzliches Wasservolumen ΔV_S messen, das sogar unabhängig ist davon, ob während der vorangegangenen langfristigen Plasmolyse die nichtosmotische Wasserbilanz der Zelle durch verschiedene Außenkonzentrationen (s. S. 274, Abb. 2) erhöht oder erniedrigt wurde (Abb. 5). Wie bei den Versuchen an Oenothera, Abschnitt b), setzt der Ablauf der osmotischen *Wasseraufnahme* zu Ende der Stufenplasmolyse hier den

nichtosmotischen Wassergehalt des Protoplasten herab, da die nichtosmotische Wasserführung *unter* den Betrag vor dem Beginn der Stufenplasmolyse fällt.

Oenothera: Hier wurden beide Versuchsdispositionen an jeweils verschiedenen Schnitten durchgeführt. Bei konstanter Außenkonzentration fanden wir das gleiche Verhalten wie an Taraxacum: Selbst niedrige Plasmolysegrade (höhere Außenkonzentration!) sind nicht imstande, eine nichtosmotische Wasserabgabe wie bei Helodea zu erzeugen. Der osmotische Wasserentzug in der Stufenplasmolyse führt zu den gleichen Ergebnissen wie bei Taraxacum und Helodea: Auftreten eines positiven ΔV_S. Nach osmotischer Wasseraufnahme erhielten wir jedoch in zwei Jahren jeweils verschiedene Ergebnisse: Wir konnten 1952 einen Abbau des nichtosmotisch gebundenen Wassers unter den Anfangsbetrag konstatieren (wie bei Helodea), Bogen und Prell beobachteten jedoch 1951 das gleiche Verhalten, wie es hier für Taraxacum beschrieben ist.

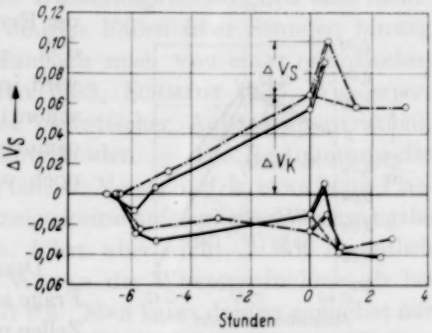


Abb. 5. Helodea densa. Veränderung der nichtosmotischen Wasserführung bei konstanter (einfache Linie) und kurzzeitig erhöhter Außenkonzentration (doppelte Linie). Die Zeitabszisse wurde so eingeteilt, daß bei Konzentrationserhöhung die Zeit gleich Null gesetzt wurde. Die einfach gestrichelten Linien stellen die Extrapolationen ΔV_K dar.

Als wichtigstes Ergebnis wollen wir zunächst festhalten, daß plasmolysierte Zellen bei zusätzlicher Erhöhung der Außenkonzentration eine Erhöhung der nichtosmotischen Wasserführung zeigten (ΔV_S), die unabhängig von Richtung und Ausmaß der vorangegangenen Veränderung der Wasserführung bei konstanter Außenkonzentration (ΔV_K) zu sein scheint. — Wenn jeweils verschiedene plasmolytische Außenbedingungen (konstante und wechselnde Außenkonzentration) anscheinend verschiedene Komponenten der nichtosmotischen Wasserführung beeinflussen (ΔV_K und ΔV_S), so müssten auch Eingriffe, die ΔV_K verändern, an ΔV_S eine andere oder gar keine Wirkung haben. Zur Prüfung dieser Möglichkeiten erschienen Versuche mit solchen Stoffwechselinhibitoren wünschenswert, deren Wirkung auf ΔV_K bereits bekannt ist. Wir wählten Natriumazid für diese Versuche, da bereits von Bogen (1953) Mitteilungen über die Wirkung von Azid auf die nichtosmotische Wasserführung vorliegen.

d) Beeinflussung von ΔV_K und ΔV_S durch Natriumazid. Zunächst testeten wir an *Oenothera* den Einfluß des Zusatzes von 10^{-3} molaren Lösungen von Natriumazid zum Plasmolytikum auf ΔV_K. Die in Abb. 1

eingetragene Kurve der Veränderung von ΔV_K zeigt, daß Azid die nichtosmotische Wasserführung der Oenotherazelle erniedrigt; dasselbe konnte BOGEN (1953) an Rhoeo und Taraxacum nachweisen. Unternimmt man nun Stufenplasmolyseversuche mit 10^{-3} Mol Azidzusatz, so müßten ΔV_S und ΔV_K verschieden beeinflußt werden. In der Tat läßt sich dies zeigen: Während ΔV_K durch Azid im Versuch mit konstanter Außenkonzentration sogar negativ wird, der Protoplast also Wasser verliert (Abb. 1), erscheint ΔV_S nach osmotischem Wasserentzug praktisch in gleicher Größe wie in der Kontrolle ohne Azid (Abb. 6). Nach der Erniedrigung der Außenkonzentration, d. h. nach osmotischem Wassereintritt, wird jedoch in einer Sekundärwirkung die schon in der Kontrolle beobachtete nichtosmotische Wasserabgabe durch das Azid noch wesentlich verstärkt.

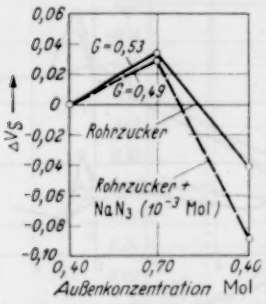


Abb. 6. Oenothera franciscana, Stufenplasmolyseversuch. Ausgezogene Linie Rohrzucker, unterbrochene Linie Rohrzucker + Natriumazid (10^{-3} Mol).

Besprechung.

Den mitgeteilten Versuchen lag die Frage zugrunde, ob sich in plasmolysierten Zellen nach dem Eintritt des osmotischen Gleichgewichtes, dem gegebenenfalls eine zusätzliche *osmotische* Wasserabgabe oder -aufnahme vorangegangen war, noch weitere Wasserbilanzänderungen ereignen. Solche den einfachen osmotischen Prozessen überlagerte Vorgänge betreffen also die „nichtosmotische" Wasserführung der Zelle.

Wir kontrollierten nun unter zwei verschiedenen Versuchsbedingungen, ob nach (osmotischem) Wasserkonzentrationsausgleich noch weitere Wasserbilanzänderungen erfolgen:

a) Die osmotische Konzentration des Plasmolytikums wurde konstant gehalten; es erfolgte innerhalb der Versuchszeit also keine osmotische Änderung der Wasserbilanz, „Plasmolyse bei konstanter Außenkonzentration".

b) Die osmotische Konzentration des Plasmolytikums wechselte während des Versuches und damit auch die osmotische Wasserbilanz des Protoplasten. Der Plasmolysegrad wurde aber immer erst dann gemessen, wenn der vollständige Ausgleich der Wasserkonzentration zwischen Protoplast und Außenmedium mit Sicherheit zu erwarten war (nach 30—40 Minuten), „Plasmolyse bei wechselnder Außenkonzentration".

a) Plasmolyse bei konstanter Außenkonzentration. Bei allen drei Objekten ließ sich in den langfristigen Versuchen eine Veränderung der Wasserbilanz beobachten. Bei starker Außenkonzentration (= starke

Plasmolyse) war die nichtosmotische Wasseraufnahme geringer als bei schwacher (Abb. 1 und 2). Während die nichtosmotische Wasseraufnahme bei *Oenothea* mit steigender Außenkonzentration lediglich verringert wird, ist bei *Helodea* diese Abhängigkeit etwas mehr modifiziert: Zellen mit einem kleineren Plasmolysegrad als 0,5 nehmen erst nach 2 bis 2,5stündiger Wasserabgabe neuerlich wieder Wasser auf, allerdings nur wenig, und nach kurzer Zeit kann erneute, über viele Stunden kontinuierliche Wasserabgabe eintreten. Ob die bei starker Außenkonzentration anfänglich zu beobachtende Wasserabgabe lediglich eine nichtosmotische darstellt (da sie ja in einigen Fällen über Stunden hinweg fortgesetzt werden kann) oder anfänglich noch von einer osmotischen begleitet wird (Huber u. Schmidt 1933, Schmidt 1936, Wasserpermeabilitätserniedrigung bei starker osmotischer Außenkonzentration), können wir nicht mit Sicherheit entscheiden. — Die Bestimmung der Wasseraufnahme im grenzplasmolytischen Versuch, d. h. etwa beim Plasmolysegrad wenig kleiner als 1,0, zeigt keine anfängliche Wasserabgabe wie bei starken Plasmolysegraden, führt aber nicht — wie eigentlich zu erwarten wäre — zu höheren Werten der Wasseraufnahme als bei Plasmolysegraden zwischen 0,5 und 0,6. Man kann daraus zunächst nur schließen, daß zwischen der Veränderung der nichtosmotischen Wasserbilanz und dem jeweiligen Plasmolysegrad keine einfache Beziehung besteht.

Die nichtosmotische Wasseraufnahme plasmolysierter Protoplasten wurde bereits von Bogen (1953) an *Taraxacum* und *Rhoeo* beobachtet, ebenso deren Abhängigkeit vom jeweiligen Plasmolysegrad. Einen Anhaltspunkt für die Ursachen der zunehmenden Wasseraufnahmehemmung mit verstärkter Plasmolyse haben wir in den Versuchen unter Azidzusatz zu sehen. Azid hemmt als Cytochromoxydasegift die Atmung. Während Bogen (1953) an plasmolysierten Zellen von *Taraxacum* zeigen konnte, daß in Konzentrationen von 10^{-4} Mol die nichtosmotische Wasseraufnahme blockiert wird, in 10^{-3} Mol sogar eine Wasserabgabe veranlaßt wird, berichten Pratley u. Rosene (1954) über eine starke Verminderung der Wasseraufnahme von intakten Wurzelhaaren bei Azidgaben (10^{-3} bis 10^{-2} Mol). An *Oenothera* beobachteten wir bei 10^{-3} Mol Azidzusatz ebenfalls eine stetige Wasserabgabe (Abb. 1). Durch die Stoffwechselblockierung bei Azidzusatz (10^{-3} Mol) wird also nicht nur die Ingangsetzung oder Aufrechterhaltung der nichtosmotischen, d. h. also metabolisch kontrollierten Wasserführung der Zelle verhindert, sondern sogar metabolisch bereits in der Zelle festgehaltenes Wasser wieder abgegeben.

Es ist nun naheliegend, die zunehmende Hemmung der Wasseraufnahme bei verstärkter Plasmolyse *(Oenothera)* sowie die langfristige Wasserabgabe *(Helodea)* bei verstärkter Plasmolyse ebenso auf einen

metabolischen Effekt zurückzuführen, nämlich die zunehmende Blokkierung der Atmung bei verstärkter Plasmolyse.

Die Frage, ob die langfristigen Wasserbilanzänderungen nicht einfach mit Permeabilitätsänderungen zu erklären sind, wurde schon mehrfach diskutiert und verneint (BOGEN 1951, 1953, BOGEN u. PRELL). Wir wollen nur kurz wiederholen: Die Wasserpermeabilität scheidet aus, da sie nur in sehr kurzfristigen Versuchen den begrenzenden Faktor der Wasserbilanz bildet. Auch die Permeation von Rohrzucker als allein osmotisch wirksamer Faktor erscheint nach den Versuchen BOGENS (1953) wenig wahrscheinlich.

b) Die Änderungen der Wasserbilanz bei wechselnder Außenkonzentration. Wir besprechen die beobachteten Veränderungen der nichtosmotischen Wasserführung in zwei Gruppen: Nach osmotischem Wasserentzug (Erhöhung der Außenkonzentration) und nach osmotischer Wasseraufnahme (nach Erniedrigung der Außenkonzentration). Selbstverständlich erfolgten alle Messungen erst dann, wenn sich der Protoplast wieder im osmotischen Gleichgewicht mit der Außenlösung befand, also nach Abschluß des osmotischen Wasserentzuges oder der osmotischen Wasseraufnahme.

Nach *osmotischem Wasserentzug* beobachteten wir bei allen drei Objekten (Abb. 3, 4, 5) stets eine Erhöhung der nichtosmotischen Wasserführung, also stets positives ΔV_S, unabhängig davon, ob die Zellen vorher bei konstanter Außenkonzentration nichtosmotische Wasseraufnahme oder -abgabe zeigten[1]. Selbst bei Azidzusatz (Abb. 6) erscheint das ΔV_S praktisch in gleicher Höhe wie in der Kontrolle ohne Azid. Im Gegensatz zum azidabhängigen ΔV_K wird also ΔV_S nicht durch Natriumazid beeinflußt. — Es fällt auf, daß diese Zunahme der nichtosmotischen Wasserführung nicht mit einer Wasseraufnahme in die Zelle verbunden ist: Das Anlegen einer zusätzlichen osmotischen Saugkraft im Plasmolytikum führt im Protoplasten zur nichtosmotischen Festlegung vorher osmotisch verfügbaren Wassers. Der neu gebildete nichtosmotische Wasserbetrag wurde also nicht von außen aufgenommen, sondern leitete sich anscheinend aus einer „Umwandlung" osmotisch verfügbaren Wassers in osmotisch nicht verfügbares innerhalb der Vacuole her. Im Gegensatz dazu stellt jedoch die Erhöhung der nichtosmotischen Wasserführung in ΔV_K eine wirkliche Wasseraufnahme von außen in die Zelle dar, und nur dieser Prozeß wird mit Azid blockiert, unter Umständen sogar eine Wasserabgabe veranlaßt.

Nach *osmotischer Wasseraufnahme*, d. h. nunmehr wieder in der gleichen Außenkonzentration wie vor der Stufenplasmolyse, erscheint das

[1] In ΔV_S ist, theoretisch betrachtet, auch noch ein kleiner Betrag ΔV_K enthalten, da die Plasmolyse ja bestehenbleibt; er fällt jedoch bei dem kurzen Meßabstand praktisch wenig ins Gewicht.

Bild weniger einheitlich (Abb. 3, 4, 5). Bei *Taraxacum* geht die osmotische Wasserführung auf einen Betrag zurück, der *über* dem vor der Konzentrationserhöhung gemessenen liegt; die nichtosmotische Wasserführung wurde zwar wieder erniedrigt, aber nicht bis auf den Ausgangsbetrag hinunter, so daß in der Gesamtbilanz der nichtosmotische Wassergehalt des Protoplasten erhöht wurde. Es erscheint naheliegend und nach dem im vorhergehenden Abschnitt Gesagten folgerichtig, diese erhöhte Wasserführung einer Zunahme von ΔV_K zuzuschreiben. Die graphische Extrapolation (Abb. 4, gebrochene Linie) scheint das zu bestätigen, da die Steigerung von ΔV_K auch während der Änderung der Außenkonzentration praktisch konstant bleibt. — *Oenothera* 1951 (Bogen u. Prell) zeigte das prinzipiell gleiche Verhalten.

Im Gegensatz dazu verhalten sich *Oenothera* 1952 und *Helodea* anders. Die nichtosmotische Wasserführung geht zurück auf einen Wert *unter* dem vor der Konzentrationserhöhung. In der Gesamtbilanz geht der Zelle also nichtosmotisch gebundenes Wasser verloren: ΔV_K ist erniedrigt. Zu dem bereits bei *Taraxacum* normalen Abfall des nichtosmotischen Wassergehaltes der Zelle bei Erniedrigung der Außenkonzentration (ΔV_S) addiert sich hier ein weiterer Wasserverlust, der nun ΔV_K zugeschrieben werden muß. Hier wurde also allein durch den osmotischen Wassereintritt ΔV_K herabgesetzt. Läuft nun die osmotische Wasseraufnahme in der Anwesenheit von Azid ab, so läßt sich ein weit stärkerer Wasserverlust beobachten (Abb. 6, Kontrolle: —0,041, Azid: —0,089), als nach den Versuchen an *Oenothera* mit Azid bei konstanter Außenkonzentration innerhalb dieser verhältnismäßig kurzen Zeitspanne zu erwarten gewesen wäre (interpoliert aus Abb. 1 etwa 0,005 ΔV). Es addieren sich nicht einfach die Wirkung der osmotischen Wasseraufnahme und die des Azidzusatzes, sondern die resultierende Wasserabgabe ist wesentlich größer als die Summe der beiden Komponenten.

Schon in der Arbeit von Bogen u. Prell vertraten wir die Ansicht, daß die am Ende des Stufenplasmolyseversuches beobachtete Erhöhung der nichtosmotischen Wasserführung (wie in den hier mitgeteilten Ergebnissen an *Taraxacum*) auf einem Weiterlaufen der nichtosmotischen Wasseraufnahme (ΔV_K) beruht, während ΔV_S auf der wechselnden Hydratation von Vacuolenkolloiden beruht (Bünning 1949); eine sichtbare Aufquellung des Cytoplasmas war auch in den vorliegenden Versuchen niemals zu beobachten. Wir können diese Interpretation also aufrechterhalten und in dem Sinne erweitern, daß ΔV_K und ΔV_S völlig unabhängig voneinander sind: Der eine bei konstanter plasmolysierender Außenkonzentration ablaufende Prozeß (ΔV_K) ist azidempfindlich und daher sehr eng mit dem cytochrom gekoppelten Stoffwechsel und den energetischen Phosphorylierungen korreliert, der andere durch zusätzlichen *osmotischen* Wasserentzug verursachte (ΔV_S)

azidunempfindlich und anscheinend von Hydratationsänderungen abhängig. Beide zusammen machen die beobachete nichtosmotische Wasserbilanz eines plasmolysierten Protoplasten aus.

Übersicht und Folgerungen.

Mit Hilfe der plasmometrischen Methode haben wir an plasmolysierten Protoplasten eine azidempfindliche und eine azidunempfindliche Komponente der nichtosmotischen Wasserführung abtrennen können. Daraus mag sich die Frage ergeben, inwieweit überhaupt osmotische und nichtosmotische Anteile an der Wasserführung beteiligt sind, und mit welchem Korrekturfaktor man z. B. den „osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse" versehen müßte, um die wahre *osmotische* Konzentration gelöster Substanzen in der Vacuole zu erfahren. Leider sind wir nicht in der Lage, aus unseren Versuchsergebnissen abzulesen, welcher Anteil an der gesamten Wasserführung der rein osmotischen und der nichtosmotischen zukommt. Wir können innerhalb eines Experimentes lediglich eine Änderung eines bereits in unbekanntem Ausmaße vorhandenen Niveaus nichtosmotisch gebundenen Wassers feststellen, nicht aber den absoluten Betrag.

Wenden wir uns nochmals den Komponenten der nichtosmotischen Wasserführung zu, so können wir folgendes als gesichert betrachten: Die *azidunempfindliche* Komponente wird bei osmotischem Wasserentzug verstärkt *(ΔV_S)*. Da das Auftreten des nichtosmotischen Wasserbetrages in der Zelle mit keinem Wasseraufnahmevorgang verbunden ist (S. 280), hat sich anscheinend der „Zustand" des in der Zelle verbleibenden Restbetrages verändert. Es muß sich das Wasser von osmotisch verfügbarem (vor der Konzentrationserhöhung im Außenmedium) zu „gebundenem", osmotisch nicht verfügbarem (nach der Erhöhung) umgewandelt haben. In Anlehnung an die Beobachtung BÜNNINGS über quellbare Körper in der Vacuole plasmolysierter Irisblattzellen vermuten wir auch hier eine Hydratationsverstärkung von Vacuolenkolloiden bei Erhöhung der Außenkonzentration.

Die *azidvergiftbare* Veränderung der Wasserführung stellt je nach den Versuchsbedingungen eine nichtosmotische Wasseraufnahme oder -abgabe des plasmolysierten Protoplasten dar. Wir konnten sie durch vier verschiedene experimentelle Eingriffe beeinflussen: (1) Einwirkung von Azid, (2) stark plasmolytisch wirkende Außenkonzentration über mehrere Stunden, (3) während der Plasmolyse erfolgende Wasseraufnahme (Ende des Stufenplasmolyseversuches, *Oenothera* 1952, *Helodea*), (4) Kombination von Azid mit osmotischer Wasseraufnahme.

Die Erniedrigung der nichtosmotischen Wasserführung durch Azid (1) ist zweifellos der Blockierung des oxydativen Stoffwechsels und der energetischen Phosphorylierungen zuzuschreiben. Da wir bei starker

Plasmolyse (2) genau die gleichen Effekte beobachten können, dürften sie ebenfalls auf einer Stoffwechselblockierung beruhen. Eine solche Argumentation läßt sich durch andere Befunde aus der Literatur stützen. Von stark „entwässerten" Zellen bzw. Geweben (Stoffwechselaktivität von Mikroorganismen in einem Nährmedium von hoher osmotischer Konzentration; Samen und Überdauerungsorgane) ist beispielsweise bekannt, daß ihre Stoffwechselaktivität (gemessen als Respiration) mit zunehmendem Wassergehalt erhöht wird und umgekehrt. Weiterhin berichten SLATER u. CLELAND (1953) von einer starken Hemmung der Bernsteinsäureoxydase in Herzmuskelmitochondrien bei Präparation in stark hypertonischen Rohrzuckerlösungen, während MILLERD (1953) für pflanzliche Mitochondrien in verschieden konzentrierten Rohrzuckerlösungen eine Optimumkurve der Oxalessigsäureoxydation (KREBS-Cyclus) fand. — Eine Plasmolyse stellt nun auch nichts anderes dar als eine Entwässerung von Vacuole und Cytoplasma, wobei allerdings bei ausdifferenzierten und vacuolisierten Zellen der Wasserverlust des Cytoplasmas mit unseren Mitteln nicht direkt zu beobachten ist. Bei einem solchen Wasserentzug wird aber nicht nur osmotisch verfügbares, sondern auch „gebundenes" Wasser, also Hydratationswasser der Cytoplasmastrukturen (einschließlich der Mitochondrien) bzw. „Strukturwasser" entzogen. Die Folge dürfte eine Veränderung der Cytoplasmastruktur sein oder zumindest eine Beeinträchtigung ihrer Stabilität. Dadurch werden natürlich auch ihre Funktionen, nämlich die Stoffwechselleistungen, beeinflußt. Daß der „Grad" der Entwässerung nicht proportional der physiologischen Aktivität zu sein braucht, zeigen die Versuche MILLERDs. Es ist daher nicht verwunderlich, daß wir bei *Helodea* (S. 279) bei niedriger Außenkonzentration (grenzplasmolytischer Versuch) gleiche oder geringere Wasseraufnahme fanden als bei hoher (plasmometrischer Versuch).

Wurde ein bereits plasmolysierter Protoplast nach kurzzeitiger Erhöhung und anschließender Erniedrigung der Außenkonzentration zu einer osmotischen Wasseraufnahme gezwungen (3), so beobachteten wir bei einem Teil unseres Versuchsmaterials (*Helodea*, Abb. 5; *Oenothera* 1952, Abb. 3) eine Erniedrigung der metabolischen Komponente (ΔV_K) der nichtosmotischen Wasserführung; der andere Teil des Materials [*Taraxacum*, Abb. 4; *Oenothera* 1951 (BOGEN u. PRELL), Abb. 3] zeigte keine solche Beeinflußbarkeit. Die Schädigung scheint mechanischer Natur zu sein. Es wäre einmal denkbar, daß dabei die Semipermeabilität des Protoplasten beeinträchtigt würde und Stoffe aus der Vacuole exosmierten. Zum anderen könnte man eine Störung von Hydratationsstrukturen vermuten, wie sie BOGEN (1948) für die Verminderung der Hitzeresistenz bei schnellem Wassereinstrom wahrscheinlich gemacht hat, die ihrerseits eine Störung der metabolisch gesteuerten Wasser-

führung zur Folge hätte. An Hand unserer Versuche können wir allerdings keinen Beweis für die eine oder andere Art der Schädigung bringen. Es ist nicht verwunderlich, daß die Resistenz gegen solche Schädigungen vom jeweiligen physiologischen Zustand des Plasmas abhängt, d. h., daß die Resistenz bei verschiedenen Pflanzen (*Taraxacum*, *Helodea*) und verschiedenem physiologischem Zustand einer Pflanze (*Oenothera* 1951 und 1952) unterschiedlich ist.

Wurde nun in unseren Versuchen solchen geschädigten Plasmastrukturen (*Oeothera* 1952) gleichzeitig mit dem osmotischen Wassereinstrom noch Azid geboten (4), so addierten sich nicht nur die beiden Faktoren, sondern die Wasserführung wurde ganz erheblich stärker herabgesetzt (S. 281). Der durch das Azid in seinem metabolischen Wasserbindungsvermögen ohnedies geschädigte Protoplast wird durch den Wassereinstrom so stark beeinflußt, daß die nichtosmotische Wasserbindungsfähigkeit noch stärker vermindert wird.

Wenngleich wir auch einige Faktoren kennen, die an der Aufrechterhaltung oder Veränderung der nichtosmotischen Wasserbilanz beteiligt sind, so wissen wir doch sehr wenig über den Mechanismus der nichtosmotischen Wasseraufnahme und -abgabe. Auch darüber, wie das einmal aufgenommene Wasser in der Vacuole festgehalten wird, haben wir keine Vorstellung, nämlich ob es sich auch hier einfach um Hydratationswasser von Vacuolenkolloiden handelt, oder ob noch andere, von energetischen Leistungen der Zelle mittelbar gesteuerte Speicherungsphänomene vorliegen. An eine Möglichkeit, die zugleich Wasseraufnahme, Erhaltung eines gewissen nichtosmotischen „Wasserniveaus" und Abgabe erfaßt, wäre noch zu denken, nämlich an ein Fließgleichgewicht zwischen osmotischer Aufnahme und Abgabe einerseits und nichtosmotischer, unmittelbar stoffwechselabhängiger Wasseraufnahme bzw. Wasserbindung andererseits. Für diese Möglichkeit würde der Befund sprechen, daß eine Azidempfindlichkeit nur da besteht, wo mit der Änderung der nichtosmotischen Wasserbilanz eine aktive Wasseraufnahme aus dem umgebenden Medium in die Zelle verbunden ist. Wahrscheinlich dürften jedoch mehrere Faktoren gleichzeitig daran beteiligt sein.

Zusammenfassung.

An plasmolysierten Protoplasten von *Taraxacum officinale*, *Oenothera franciscana* und *Helodea densa* wurde die gesamte Wasserführung in einen osmotischen und einen nichtosmotischen Anteil aufgegliedert.

Mit Hilfe der plasmometrischen und der grenzplasmolytischen Methode ließen sich zwei verschiedene Komponenten der nichtosmotischen Wasserführung plasmolysierter Protoplasten aufzeigen:

a) Bei Plasmolyse über mehrere Stunden läuft eine Wasseraufnahme ab (ΔV_K), die durch Azid (10^{-3} Mol), starke Plasmolyse oder osmotische Wasseraufnahme (kurzzeitige Erhöhung und Erniedrigung der Außenkonzentration) zu drosseln oder sogar in eine langsame Wasserabgabe umzuwandeln ist. Osmotische Wasseraufnahme und Azid gleichzeitig geboten, setzen die Wasserbilanz ganz besonders stark herab. Dieser Teil der nichtosmotischen Wasserführung ist also mit Stoffwechselleistungen der Zelle gekoppelt (Phosphorylierungen, Cytochromsystem).

b) Bei wechselnder Plasmolyse läßt sich nach osmotischem Wasserentzug eine zusätzliche, neu entstandene nichtosmotische Wasserführung aufzeigen (ΔV_S), die durch Azid nicht zu beeinflussen ist. Dieser Wasserbetrag wird mit der wechselnden Hydratation von Vacuolenkolloiden in Verbindung gebracht.

Herrn Professor Dr. H. J. Bogen danke ich für das rege Interesse am Fortgange der Arbeit, der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Bereitstellung der Mittel zur Durchführung der Arbeit.

Literatur.

Bogen, H. J.: Planta (Berl.) **36**, 298—340 (1948); **42**, 140—155 (1953). — Fortschr. Bot. **13**, 192—226 (1951). — Bogen, H. J., u. H. Prell: Planta (Berl.) **41**, 459—479 (1953). — Bogen, H. J., u. G. Follmann: Planta (Berl.) **45**, 125—146 (1955). — Bünning, E.: Planta (Berl.) **37**, 431—436 (1949). — Currier, H. B.: Amer. J. Bot. **31**, 378—387 (1944). — Höfler, K.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **143**, 213 (1934). — Huber, B., u. H. Schmidt: Protoplasma (Berl.) **20**, 203—208 (1933). — Millerd, A.: Arch. of Biochem. a. Biophysics **42**, 149—163 (1953). — Pratley, J. N., and H. F. Rosene: J. Cellul. a. Comp. Physiol. **44**, 165—175 (1954). — Schmidt, H.: Jb. wiss. Bot. **83**, 471—512 (1936). — Slater, E. C., and K. W. Cleland: Biochemic. J. **53**, 557—567 (1953).

Dr. Hermann Prell, z. Zt. Long Island Biological Association, Biological Laboratory, Cold Spring Harbor, N.Y., USA.

Planta, Bd. 46, S. 286—360 (1955).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Mainz.

ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS ZUSTANDEKOMMEN UNIFAZIALER BLATTSTRUKTUREN*.

Von

W. Troll und H.-J. Meyer.

Mit 45 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. Juni 1955.)

Inhaltsübersicht.

Einleitung, S. 286. — Erster Teil: Das Dickenwachstum bifazialer Blattstiele, S. 288. — Zweiter Teil: Das Dickenwachstum unifazialer Blattstiele, S. 294. — Dritter Teil: Applanat- und sulkat-unifaziale Blattstiele, S. 323. — Kurze Zusammenfassung, S. 334. — Exkurse, S. 336.

Einleitung.

Zur Aufklärung des unifazialen Blattbaues haben, von Angaben abgesehen, die sich bei Duchartre (1867, S. 920), Lindman (1899, S. 6) und Lampa (1900, S. 421) finden, vor allem die Untersuchungen von Ross (1889/90, S. 98) und Buchenau (1890, S. 17) beigetragen. Goebel (1913, S. 278) hat sodann die ganze Frage erstmals auf eine breitere, entwicklungsgeschichtlich und vergleichend ausgebaute Basis gestellt und überdies den von Ross geprägten Ausdruck „monofazial", der, wenn er auch an sich unmißverständlich ist, ein Verbum hybridum darstellt, durch die sprachlich richtigere Bezeichnung „unifazial" ersetzt.

In eine neue Phase seiner Entwicklung trat das Problem ein, als man die Bedeutung der Stielunifazialität für die Gestaltung von Blattgrund und Spreite zu erkennen begann. Es handelt sich hierbei um die Erscheinungen der Diplophyllie, der Peltation und der Bildung medianer Stipeln bzw. diesen vergleichbarer Strukturen. Bahnbrechend waren in dieser Hinsicht Schrödingers Studien über das Laubblatt der Ranunculaceen (1914). An sie hat später Troll (bes. 1931, 1932, 1933, 1934 und 1934a) angeknüpft, der schließlich in seiner „Vergleichenden Morphologie der höheren Pflanzen" (1939) einen zur Theorie ausgeweiteten generellen Überblick über alle mit der Unifazialität zusammenhängenden Eigentümlichkeiten des Blattbaues gegeben hat. Der Inhalt dieser Theorie läßt sich in dem Satz ausdrücken, daß die durch

* D 77.

das Auftreten unifazialer Strukturen ausgezeichneten Blätter sich von durchweg bifazialen nicht grundsätzlich, sondern bloß in dem vom Prinzip der variablen Proportionen (TROLL 1949, 1949a, 1954, S. 2) gemeinten Sinn unterscheiden. Ausschlaggebend ist das Verhältnis, in dem Unter- und Oberseite des Blattes zueinander stehen. Dieses variiert in weiten Grenzen. Im Stiel tritt gewöhnlich die Oberseite hinter die Unterseite stark zurück. Im Falle von Unifazialität wird sie vollständig unterdrückt, so daß allein die Unterseite verbleibt, die hier das Organ seinem gesamten Umfang nach umspannt. Die hierdurch bedingte Modifikation des Randverlaufs im Grenzbereich von Stiel und Scheide einer- und von Stiel und Spreite andererseits ist es, die die Voraussetzungen insbesondere für die Peltation und die ihr verwandte Erscheinung der Bildung medianer Stipeln schafft.

Eine sehr fühlbare Lücke ist jedoch bis heute bestehen geblieben. Sie wird durch die *Frage nach dem Zustandekommen der Unifazialität im Verlauf der Frühentwicklung des Blattes* bezeichnet. Diese Lücke zu schließen ist die Aufgabe vorliegender Arbeit, die sich auf den Blattstiel beschränkt und beschränken kann, weil die Unifazialität in seinem Bereich am weitesten verbreitet ist. Was für ihn gilt, trifft aber zweifellos auch auf jene Fälle zu, in denen das Oberblatt als Ganzes unifazialen Bau aufweist. Als Beispiel dieser Art wird hier nur *Allium Schoenoprasum* herangezogen werden.

Mit den erzielten Befunden, die durchaus im Einklang mit der Theorie stehen und diese nicht unwesentlich vertiefen, erledigen sich auch die von ROTH (1949, 1952, 1953 und 1953a) gegen die geltende Auffassung neuerdings erhobenen Einwände. Wie sich zeigen wird, ist ROTH nicht bis zum Kern des Problems vorgedrungen. Zu mannigfacher Kritik geben zudem ihre entwicklungsgeschichtlichen Angaben Anlaß, die teilweise sogar mit recht elementaren Irrtümern behaftet sind. Soweit diese nicht schon im Hauptteil ihre Korrektur erfahren, wird darauf in den Exkursen eingegangen, die einigen zum Thema in engerer Beziehung stehenden Sonderfragen vorbehalten sind. In sie wurden auch Ergebnisse der Dissertation von TROLLS Schüler Dr. HANS PLATZ eingearbeitet, die in den Jahren 1938—1940 ausgeführt wurde und seinerzeit der Zeitverhältnisse wegen nicht veröffentlicht werden konnte.

Unter jenen Vorgängen, die am Zustandekommen des unifazialen Stielbaues beteiligt sind, nimmt die Dickenentwicklung eine zentrale Stellung ein. Mit ihr haben wir uns deshalb vorzugsweise zu befassen wobei wir von dem den Grundzügen nach bereits bekannten Verhalten bifazialer Stiele ausgehen (Erster Teil). Im Anschluß hieran werden sodann die unifazialen Stiele zu behandeln sein (Zweiter Teil), die häufig bifaziale Gestaltung vortäuschen, und zwar für den Fall, daß

sie, abweichend von der sonst herrschenden runden Querschnittsform, auf der adaxialen Seite abgeflacht oder gefurcht sind. Diesen applanat- bzw. sulkat-unifazialen Blattstielformen, die im gegenwärtigen Zusammenhang ein besonderes Interesse beanspruchen können, ist der Dritte Teil unserer Abhandlung gewidmet.

Vorausgeschickt sei hier auch noch eine Bemerkung über die Methode, nach der wir die Länge der Primordien bestimmt haben. Es wurde diesen Messungen die Dicke der mittels Mikrotom hergestellten Querschnitte zugrunde gelegt. Ein Beispiel mag zur Erläuterung dienen. Beträgt die Schnittdicke 7 μ (= 0,007 mm) und besteht die Serie aus insgesamt 120 Querschnitten, so ergibt sich für die Länge des Primordiums der Wert von 0,84 mm. Auf dieselbe Weise kann an bereits in Blattgrund, Stiel und Spreite differenzierten Primordien auch die Länge der einzelnen Abschnitte festgestellt werden, und zwar mit einer Genauigkeit, die auf keinem anderen Wege zu erreichen wäre.

Erster Teil.

Das Dickenwachstum bifazialer Blattstiele.

Schon die meist achsenartige Beschaffenheit der Blattstiele läßt darauf schließen, daß sie im Verlauf ihrer Entwicklung ein mehr oder minder ausgeprägtes Dickenwachstum erfahren. Besorgt wird dieses von einem besonderen Meristem, das wir deshalb ganz allgemein als *Verdickungsmeristem* bezeichnen wollen. Es gehört stets der adaxialen Seite der Anlage an, von wo aus es, in Richtung auf die abaxiale Blattseite arbeitend, den schon vorhandenen Geweben neues Zellmaterial angliedert.

Über das Dickenwachstum bifazialer Stiele hat erstmals Bouygues (1902) berichtet. Es geschah dies vorzugsweise an Hand von *Aesculus Hippocastanum*. In Ergänzung dazu soll hier der Blattstiel von *Cotinus Coggygria* untersucht und auch ein Beispiel für eine monokotyle Pflanze hinzugefügt werden.

1. Morphologie und Entwicklung des *Cotinus*-Blattes.

Das Blatt ist in der gewöhnlichen Weise in Spreite und Stiel gegliedert, welch letzterer sich in Gestalt der Mittelrippe in die Spreite hinein fortsetzt. Das Unterblatt, das der Anlage nach vorhanden ist, bleibt unentwickelt. So entsteht der Eindruck, als wäre das Blatt über die Stielbasis der Achse eingefügt, dies um so mehr, als Nebenblätter fehlen. Würden sie ausgebildet, so nähmen sie ob der Unterdrückung des Blattgrundes die Form freier Stipeln an, weswegen an das Beispiel von *Pelargonium peltatum* (Troll 1954, S. 68) erinnert sei.

Die Spreitennervatur zeigt fiederiges Gepräge. Schon daraus können wir auf pleuroplaste Entwicklung schließen. Blätter dieser Art legen zunächst die Mittelrippe an, die auch später beherrschend hervortritt. Die Spreitenflügel entstehen an ihr als flankenbürtige

Auswüchse, die, anfangs leistenartig schmal, auf Grund eines marginalen Wachstums sich verbreitern (TROLL 1932, S. 178).

Unterhalb der Spreite tritt schon auf frühen Stadien die Stielzone in Erscheinung. Leicht läßt sich feststellen, daß die Spreitenränder auf sie übergreifen und an ihr bis zur Blattinsertion herablaufen. Man vergleiche hierzu die von einem erst 0,25 mm langen Primordium herrührende Schnittserie Abb. 1 I, in der die Grenze Stiel/Spreite zwischen den Schnitten 3 und 4 zu suchen ist.

Während sich nun im Spreitenbereich die Randsäume im Zuge anhaltenden marginalen Wachstums fürderhin zu den Laminarflügeln verbreitern, behalten sie in der Stielzone die anfänglichen Ausmaße

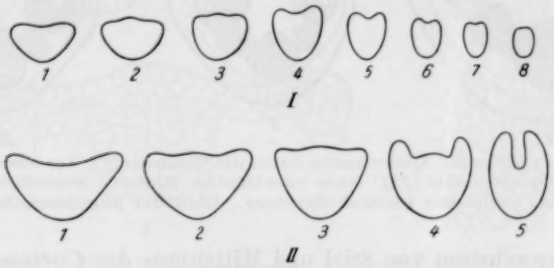


Abb. 1. *Cotinus Coggygria*. Schnittserien, durch Blattanlagen von 0,25 mm (*I*) und 0,50 mm Länge (*II*) geführt.

bei. Der Stiel stellt also den durch Hemmung des Breitenwachstums ausgezeichneten Basalteil der Oberblattanlage dar, in dem andererseits aber ein verstärktes Dickenwachstum Platz greift. Ein Primordium von etwa 0,50 mm Länge läßt diese Differenzierung bereits deutlich erkennen (Abb. 1 II, Grenze Stiel/Spreite zwischen 3 und 4).

2. Anatomie von Stiel und Spreite des *Cotinus*-Blattes.

Der anatomische Bau des Blattstieles ist vor allem durch das leitende System gekennzeichnet. Dieses bietet sich auf dem Querschnitt in Gestalt eines ringartig geschlossenen Komplexes von Bündeln dar, der außen von einem ebenfalls geschlossenen Mantel von subepidermalen Plattenkollenchym umgeben wird (Abb. 2 I).

Näheres Zusehen lehrt, daß der Leitzylinder sich in zwei Abschnitte gliedert. Zur Hauptsache wird er von einem dorsalen Bogen gebildet, der, auf der Ventralseite offen, mit seinen beiden Enden nach den Rändern weist. Über die Öffnung spannt sich gleich einer Sehne ein bandartiger Strang, der, mit den Enden des Dorsalbogens verbunden, diesen zum Ring schließt. Wir wollen ihn als den Supplementärstrang bezeichnen.

Wie sich auf einem Querschnitt durch das obere Stielende zeigt, ist der Dorsalbogen selbst wieder von komplexer Natur (Abb. 2II). Denn er löst sich dort in ein Medianbündel und in zwei laterale Stränge auf, welch letztere hier noch durch den Supplementärstrang miteinander in Verbindung stehen. Vollständig isolieren sich die genannten Komponenten, wie ein Querschnitt durch die Spreitenbasis dartut, in der Mittelrippe (Abb. 2III).

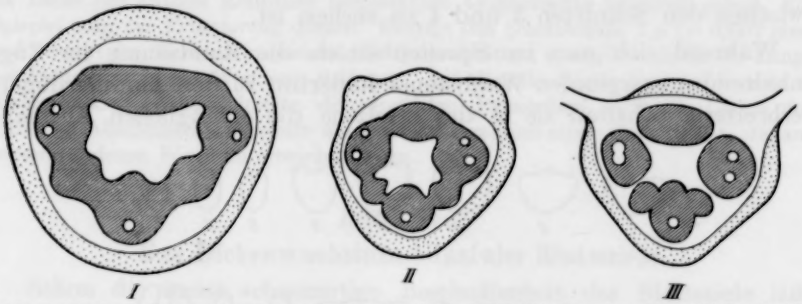


Abb. 2. *Cotinus Coggygria*. Querschnitte durch die Stielmitte (*I*), das obere Stielende (*II*) und durch die Spreitenbasis (*III*) eines entwickelten Blattes. Schraffiert: Leitgewebe; punktiert: peripheres Plattenkollenchym. Oben der Supplementärstrang.

3. Dickenwachstum von Stiel und Mittelrippe des *Cotinus*-Blattes.

Wie Bouygues (1902) besonders am Beispiel von *Aesculus Hippocastanum* gezeigt hat, gehört das die Verdickung bifazialer Blattstiele besorgende Meristem der auch als Ventralseite bezeichneten Oberseite des Organs an. Troll (1939, S. 1006) hat es deshalb als *Ventralmeristem* angesprochen. Für *Cotinus* führt den Beginn seiner Tätigkeit der Schnitt 2 der Serie Abb. 1I entsprechende Stielquerschnitt Abb. 3I vor Augen. Darin gewahrt man auf der Ventralseite in der Tiefe des Gewebes einen durch stärkere Umrandung hervorgehobenen Zellkomplex, der dadurch ausgezeichnet ist, daß sich seine sämtlichen Elemente durch periklinale Wände geteilt haben. Da dies wiederholt geschehen ist, sind kurze, senkrecht zur Oberfläche, also antiklinal orientierte Zellreihen entstanden, die insgesamt die Anfänge des Ventralmeristems darstellen. Im Fortgang der Entwicklung greift der Bildungsprozeß auch auf das seitlich angrenzende Gewebe über, so daß sich das Ventralmeristem später über die gesamte Oberseite der Stielanlage ausdehnt. Den Vorsprung, den es seiner Entstehung nach in der medianen Region gewonnen hat, behält es aber bei, weshalb die von ihm erzeugten antiklinalen Zellreihen dort auch auf den folgenden Entwicklungsstadien merklich länger sind als in den Seitenteilen.

Die subepidermale Zellschicht ist anfangs von den Periklinalteilungen ausgenommen. Dagegen findet in ihr, dem Breitenwachstum

der Anlage entsprechend, Zellvermehrung durch antiklinale Teilungen statt, wozu man besonders den mit Schnitt 3 in Abb. 1II identischen Querschnitt Abb. 3II vergleiche. Schließlich aber werden auch die Elemente der subepidermalen Schicht in die periklinale Aufteilung einbezogen, mit dem aus Abb. 3III ersichtlichen Ergebnis, daß die

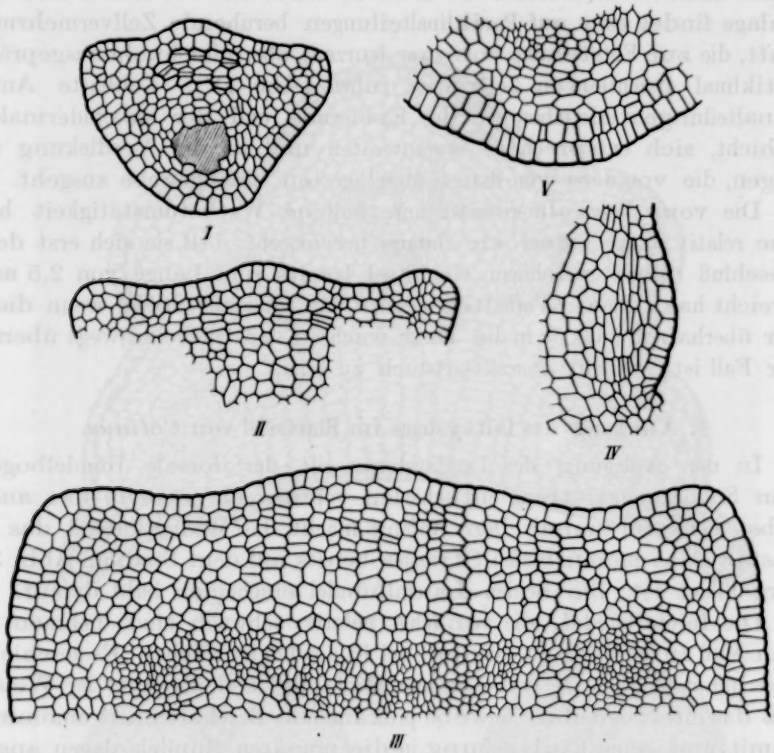


Abb. 3. *Cotinus Coggygria*. *I—III* Stielquerschnitte von Blattanlagen verschiedenen Alters. In *II* und *III* nur die Ventralseite gezeichnet; Anlage des Mittelnerven in *I* schraffiert. *IV* Ventralseite des Stieles im Längsschnitt. *V* Blattstiel, Dorsalseite.

antiklinalen Zellreihen, statt wie anfangs mit den Zellen der subepidermalen Lage zu alternieren, nunmehr mit denen der Epidermis abwechseln. Gleiches gilt, dem von BOUYGUES abgebildeten Schnitt zufolge, für *Aesculus Hippocastanum*, womit freilich nicht gesagt ist, daß auch dort die subepidermale Zellschicht erst nachträglich zum Ventralmeristem geschlagen wird.

Auf dem Stiellängsschnitt bietet sich das Ventralmeristem in der aus Abb. 3IV ersichtlichen Form dar. Unschwer ist zu erkennen, daß die von ihm ausgehende Gewebeproduktion in der Stielmitte den größten Betrag aufweist. Im Verlauf des Längenwachstums erreicht

der Zuwachs aber auch stielaufwärts dieselbe Mächtigkeit. Nach demselben Modus verdickt sich die ja in die Verlängerung des Stieles fallende Mittelrippe der Spreite, in der der Prozeß aber nach der Blattspitze hin allmählich abklingt.

Indes ist für das Dickenwachstum des Stieles das Ventralmeristem nicht allein verantwortlich zu machen. Auch auf der Dorsalseite der Anlage findet eine auf Periklinalteilungen beruhende Zellvermehrung statt, die zur Entstehung von zwar kurzen, aber gleichwohl ausgeprägt antiklinal orientierten Zellreihen führt (Abb. 3V). Lebhafte Antiklinalteilungen erlauben es der Epidermis und der subepidermalen Schicht, sich entsprechend auszuweiten und so der Verdickung zu folgen, die von dem von ihnen überlagerten Innengewebe ausgeht.

Die vom Ventralmeristem unterhaltene Wachstumstätigkeit hat eine relativ lange Dauer, wie daraus hervorgeht, daß sie sich erst dem Abschluß nähert, nachdem der Stiel bereits eine Länge von 2,5 mm erreicht hat. Dieses Verhalten scheint für bifaziale Stiele, wenn diese nur überhaupt stärker in die Dicke wachsen, was ja keineswegs überall der Fall ist, weithin charakteristisch zu sein.

4. Anlegung des Leitsystems im Blattstiel von *Cotinus*.

In der Anlegung des Leitsystems eilt der dorsale Bündelbogen dem Supplementärstrang entschieden voraus. Er entsteht aber auch selbst nicht auf einmal. Den Anfang macht das Medianbündel, das in Gestalt eines prokambialen Stranges bereits auf dem Stadium Abb. 3I vorgebildet ist. Die beiden Lateralbündel erscheinen bald darauf.

Die Initialbündel, die zunächst relativ schwach sind, nehmen in dem Maß an Umfang zu, als der Stiel in die Dicke wächst. Es geschieht dies hauptsächlich in transversaler Richtung, und zwar in der Weise, daß das interfaszikulare Gewebe prokambiale Beschaffenheit annimmt. Damit wird seine Einbeziehung in die primären Bündelanlagen angebahnt, die sich schließlich zu einem einheitlichen Bogen zusammenschließen.

Einen anderen Verlauf nimmt die Entwicklung des Supplementärstranges. Dieser entsteht Abb. 3III zufolge aus dem vom Ventralmeristem erzeugten Zellmaterial, das in der Tiefe des Gewebes sich in Prokambium verwandelt. Bouygues (1902) hat deshalb das Ventralmeristem als „meristème vasculaire supplémentaire“ angesprochen. Die Umbildung erfolgt relativ spät, zu einer Zeit, in der die Dorsalbündel bereits Metaxylem und Metaphloem erzeugt haben oder doch in dessen Erzeugung begriffen sind. Auch in dieser Verschiedenheit bekundet sich der supplementäre Charakter des ventralen Leitstranges, dessen Auftreten an der Bifazialität des Stieles nichts ändert. *Er* ist es nämlich, der den Dorsalbogen schließt, während in unifazialen

Stielen mit geschlossenem Bündelsystem die Elemente des dorsalen Bündelbogens ringförmig angeordnet sind.

5. *Dioscorea macroura* als monokotyles Beispiel.

Auch bei den Monokotylen ist Dickenwachstum des Blattstieles mittels Ventralmeristem weit verbreitet. Als Beispiel wählen wir

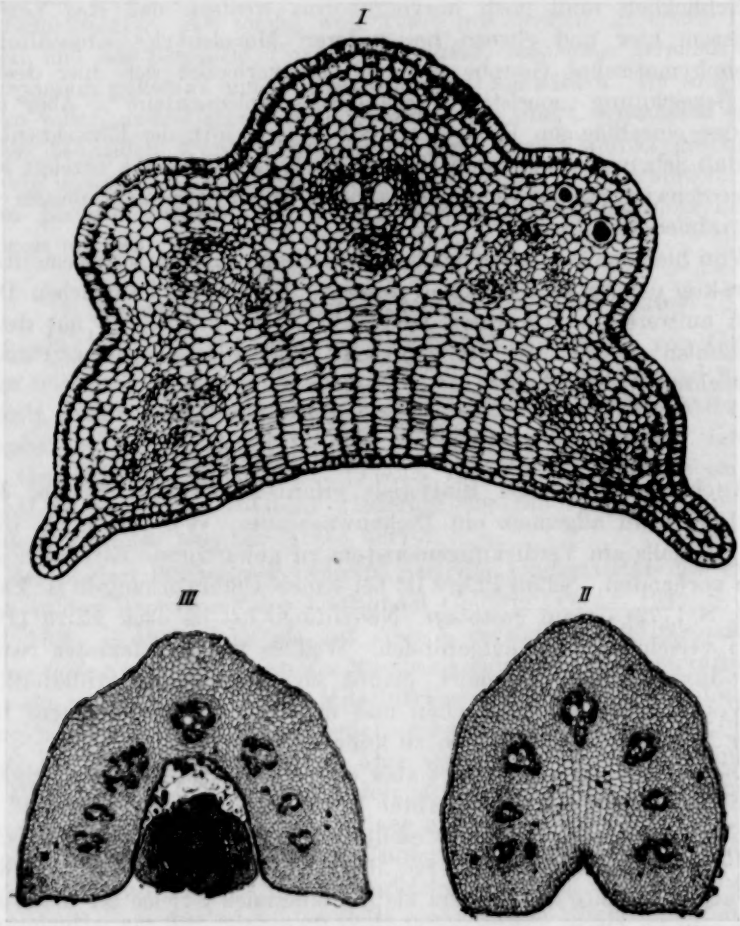


Abb. 4. *Dioscorea macroura*. *I* Querschnitt durch den im Dickenwachstum begriffenen Stiel eines jungen Blattes mit Ventralmeristem. *II, III* Querschnitte durch den Blattstiel (*II*) und den Blattgrund (*III*) eines nahezu ausgewachsenen Blattes.

Dioscorea macroura. Es genügt ein Hinweis auf Abb. 4 I, um den Leser von der Anwesenheit eines Ventralmeristems im jugendlichen Blattstiel zu überzeugen. Im adulten Zustand bietet sich dieser auf dem Querschnitt in Form von Abb. 4 II dar. Das gesamte vom Bündelbogen umschlossene Innengewebe verdankt seine Entstehung der Tätigkeit

des Ventralmeristems. Dieses erstreckt sich auch auf die Blattbasis. Doch entfaltet es dort keine nennenswerte Aktivität, so daß die Ventralseite des Blattes grubenartig eingetieft erscheint (Abb. 4III). Der Umfang dieser die Achselknospe bergenden Grube gibt somit ein Maß ab für die in der Stielzone vom Ventralmeristem veranlaßte Gewebeproduktion.

Schließlich muß noch hervorgehoben werden, daß das Ventralmeristem hier und ebenso bei anderen Monokotylen ausschließlich parenchymatisches Gewebe erzeugt. Es verbietet sich hier deshalb die Bezeichnung „meristème vasculaire supplémentaire". Aber auch bei den einschlägigen Dikotylen trifft sie nur mit der Einschränkung zu, daß neben dem leitenden Gewebe auch Grundgewebe erzeugt wird. Diese Schwierigkeiten werden umgangen, wenn man statt dessen vom Ventralmeristem spricht.

Von hier aus fällt auch noch einmal Licht auf den supplementären Charakter des im Blattstiel von *Aesculus*, *Cotinus* und ähnlichen Dikotylen auftretenden ventralen Leitstranges, der keinesfalls mit den in unifazialen Stielen auf der adaxialen Stielseite gelegenen Bündeln verwechselt werden darf.

Zweiter Teil.

Das Dickenwachstum unifazialer Blattstiele.

Auch die unifazialen Blattstiele erfahren im Verlauf ihrer Entwicklung wohl allgemein ein Dickenwachstum. Wir haben bei ihnen also ebenfalls ein Verdickungsmeristem zu gewärtigen. Ein solches ist auch vorhanden. Schon Platz ist bei seinen Untersuchungen (s. Troll 1939, S. 1772) darauf gestoßen. Neuerdings hat es auch Roth (1949, 1952) verschiedentlich aufgefunden. Weil es wie in bifazialen Stielen der adaxialen Seite angehört, glaubt sie es auch hier unbedenklich als Ventralmeristem ansprechen und mit dem Ventralmeristem bifazialer Blattstiele identifizieren zu können.

Dieser Auffassung begegnet aber eine grundsätzliche Schwierigkeit. Denn der Begriff der Unifazialität bringt ja zum Ausdruck, daß die Ober- oder Ventralseite zugunsten der alleinigen Ausbildung der Unter- oder Dorsalseite unterdrückt ist. Unifaziale Stiele weisen also wohl eine adaxiale Seite auf; anders als bei bifazialen Stielen ist diese aber nicht mit der Ober- oder Ventralseite identisch.

Beim Verdickungsmeristem unifazialer Blattstiele kann es sich somit nicht um ein Ventralmeristem in dem Sinne handeln, wie es bifazialen Stielen eignet. Auf diese Tatsache hat Troll schon früher mit dem Bemerken hingewiesen, es könne sich die Bezeichnung hier lediglich auf die Lage des betreffenden Meristems auf der adaxialen Stielseite beziehen und dürfe nicht etwa die Anschauung beinhalten, der Stiel sei anfänglich bifazial, seine Oberfläche also in Dorsal- und Ventral-

seite differenziert. Denn im Unterschied zu bifazialen Stielen kommen die die Ober- und Unterseite voneinander abgrenzenden Blattränder an unifazialen Stielen nicht zur Ausbildung (1939, S. 1773 Anm.). Es erhebt sich somit die Frage nach der Natur des betreffenden Verdickungsmeristems.

Blätter, deren Stiele zweifellos unifaziale Struktur aufweisen, sind die Schildblätter. An solche wollen wir uns deshalb in erster Linie halten und als Beispiele *Tropaeolum maius*, *Stephania hernandifolia*, *Pelargonium peltatum* und *Ricinus communis* auswählen. Im Anschluß hieran sollen zwei Umbelliferen, *Cicuta virosa* und *Cryptotaenia canadensis*, behandelt werden, was unter dem Gesichtspunkt geschieht, daß sie in gewisser Weise nach den Monokotylen hin vermitteln, aus deren Bereich *Remusatia vivipara* und *Zamioculcas zamiifolia* herangezogen werden.

1. *Stephania hernandifolia* und *Tropaeolum maius*.

Bei beiden Pflanzen stimmen die Blätter mit denen von *Cotinus* darin überein, daß der der Anlage nach vorhandene Blattgrund unentwickelt bleibt. Die Bestätigung hierfür liefern die Primärblätter von *Tropaeolum maius*, deren freilich unscheinbare Stipeln am Grunde des Gesamtorgans entspringen (Troll 1954, S. 29). Da sie an den Folgeblättern fehlen, entsteht wiederum der Eindruck, als ginge der Stiel unmittelbar aus der Achse hervor.

Bei beiden Pflanzen verschafft sich die Unifazialität des Stieles auch in der Anordnung der Leitbündel Geltung (Troll 1932, S. 167f. und 1939, S. 1205). Es sei auf Abb. 5 verwiesen. Bei *Tropaeolum maius* finden sich bereits an der Stielbasis jederseits vier Lateralbündel vor, die zusammen mit dem Mittelnerven einen nahezu geschlossenen Ring bilden (I). Die beiden Außenstränge (*4* und *4'*) sind hier jedoch noch frei. Schon wenig höher aber vereinigen sie sich miteinander zu einem einzigen Bündel, das dem dorsalen Mittelnerven, dem sog. Dorsalmedianus, in der Blattmediane auf der adaxialen Seite gegenüberliegt und deshalb seit Schrödinger (1914) als Ventralmedianus bezeichnet wird (II, III). Man vergleiche auch Abb. 6I und II, welche Ausschnitte aus der adaxialen Seite eines jungen Stieles mit den noch getrennten (I) und mit den zum Ventralmedianus vereinigten randlichen Lateralbündeln vor Augen führen. *Stephania hernandifolia* verhält sich im wesentlichen ebenso (Abb. 5IV). Ausnahmsweise wurde bei *Tropaeolum* auch der durch Abb. 6III veranschaulichte Stielbau beobachtet, der sich vom Normalfalle durch die mangelnde Fusion der Bündel *4* und *4'* unterscheidet. Doch bilden die Bündel hier insgesamt ebenfalls einen geschlossenen Bogen, während in bifazialen

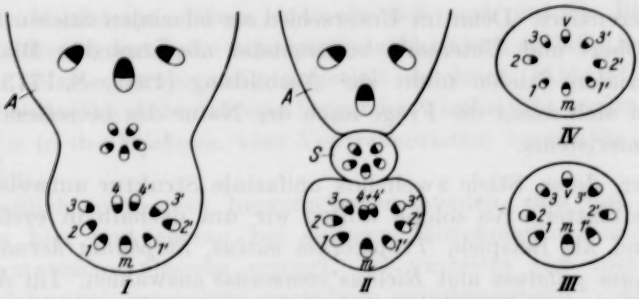


Abb. 5. *I—III Tropaeolum maius. I, II* Querschnitte durch die Basis des Blattstieles. *A* Abstammungsachse; *S* Achselsproß (in I noch in Verbindung mit Achse und Tragblatt). *III* Querschnitt durch den Blattstiel in einer wenige Millimeter über der Schnittebene von *II* gelegenen Region. *IV Stephania hernandifolia*, Blattstielquerschnitt. *m* Dorsal- und *v* Ventralmedianus; *1, 2, 3* bzw. *1′, 2′, 3′* Seitenbündel.

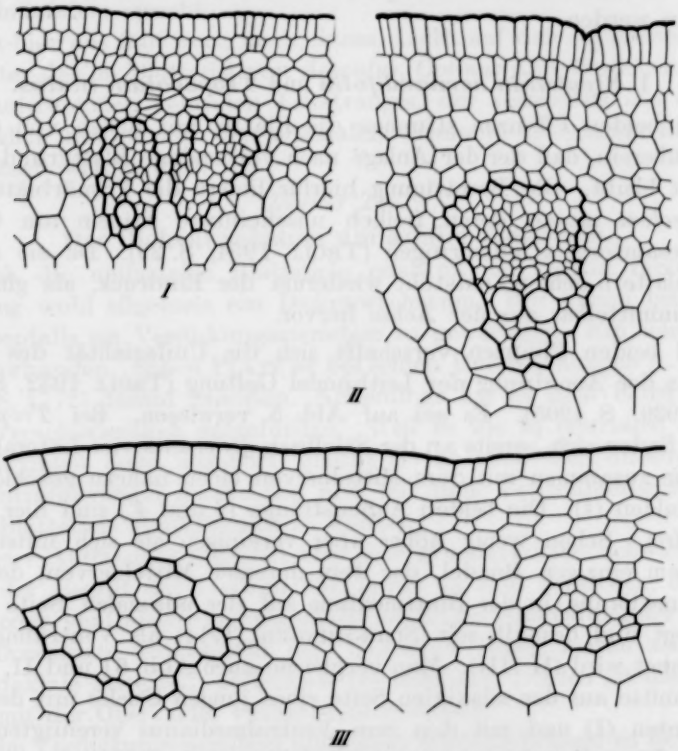


Abb. 6. *Tropaeolum maius*, Querschnitte durch den noch in Entwicklung begriffenen Blattstiel (adaxiale Seite). *I, II* Querschnitte von der Stielbasis; in *I* sind die Randbündel *4* und *4′* noch selbständig, in *II* haben sie sich zum Ventralmedianus vereinigt. *III* Querschnitt durch das obere Ende eines Stieles, in dem die Fusion der beiden Randbündel zum Ventralmedianus ausgeblieben ist (= Abb. 10III, Schnitt 2).

Stielen, etwa denen des *Cotinus*-Blattes, der dorsale Bündelbogen durch supplementäre Stränge, also bloß scheinbar geschlossen wird.

Was sodann die *Blattentwicklung* anlangt, so erweisen sich die Blattanlagen überraschenderweise ihrer ganzen Länge nach als gefurcht (Abb. 7 I). Das Blatt macht auf diesem Stadium den Eindruck eines zur Gänze bifazialen Organs. Bald darauf jedoch zeigt sich eine Differenzierung in eine rundliche Stiel- und in eine abgeflachte Spreitenanlage (Abb. 7 II). Gleiches gilt für *Stephania hernandifolia* (Abb. 7 IV). In beiden Fällen wird bei der Stielbildung offensichtlich die anfängliche Furchung ausgeglichen. Es kann auch kein Zweifel darüber bestehen, daß dies auf

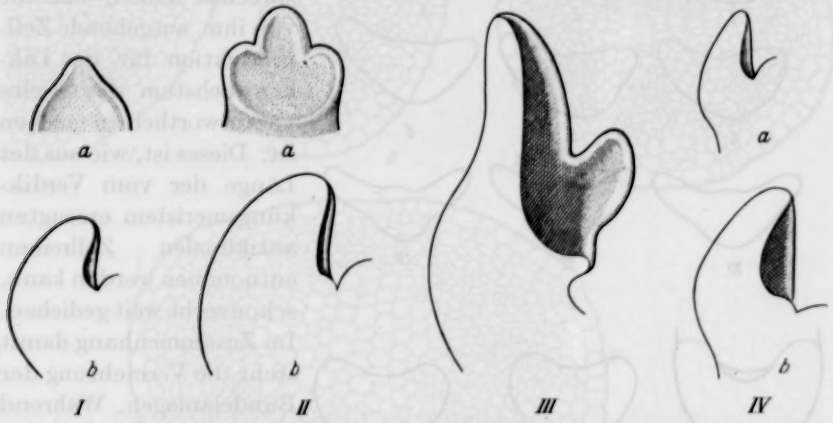


Abb. 7. *I—III Tropaeolum maius.* I, II Blattanlagen verschiedenen Alters in Ventralansicht (*a*) und im medianen Längsschnitt (*b*). *III* ältere Blattanlage im medianen Längsschnitt. *IV Stephania hernandifolia*, jüngere (*a*) und ältere Blattanlage (*b*) im medianen Längsschnitt. In *II* und *IVb* hat sich an der Basis der Spreite die Stielanlage gebildet, die sich in *III* bereits verlängert hat.

Grund eines auf die Stielzone beschränkten Dickenwachstums geschieht. Diesen Prozeß haben wir nun genauer zu studieren.

Wir gehen von *Stephania hernandifolia* aus, wobei wir uns auf die Querschnittsserien Abb. 8 I und II beziehen, die durch Blattanlagen von 0,27 mm bzw. 0,52 mm Länge gelegt sind. Man beachte vor allem die Furchung der adaxialen Seite, die sich bis zur Basis des Primordiums erstreckt, also auch die Stielzone einbegreift. Dieser entsprechen in Abb. 8 I die Schnitte 1 und 2, in Abb. 8 II die Schnitte 1 bis 3. Darüber ist die Spreite getroffen, in deren Bereich bereits die Sonderung in Mittelrippe und Laminarflügel zu erkennen ist. In letzteren hat besonders in Abb. 8 II das randliche Breitenwachstum schon erhebliche Fortschritte gemacht. Es vollzieht sich, wie Abb. 9 I, ein Ausschnitt von Schnitt 3 in Abb. 8 I, erkennen läßt, auf Grund der Tätigkeit subepidermaler Randzellen.

Uns hat vor allem die Entwicklung des Stieles zu interessieren, sonderlich sein Dickenwachstum. Betrachten wir daraufhin zunächst die jüngere Blattanlage (Abb. 8 I), und zwar Schnitt 2, der in Abb. 9 II

in zellulärer Ausführung wiedergegeben ist. Unschwer ist zu erkennen, daß sich im Bereich der adaxialen Furche fast sämtliche Zellen der subepidermalen Schicht durch periklinale Wände geteilt haben. In Fortsetzung dieser meristematischen Aktivität ist auf dem älteren Stadium Abb. 9III (= Abb. 8II, Schnitt 2) ein recht umfangreiches Teilungsgewebe entstanden, das wir als Verdickungsmeristem anzusprechen haben, weil die von ihm ausgehende Zellproduktion für das Dikkenwachstum des Stieles verantwortlich zu machen ist. Dieses ist, wie aus der Länge der vom Verdikkungsmeristem erzeugten antiklinalen Zellreihen entnommen werden kann, schon recht weit gediehen. Im Zusammenhang damit steht die Vermehrung der Bündelanlagen. Während nämlich in Abb. 9II neben dem Mittelnerven erst die Lateralbündel *1* und *1'* entstanden sind, verfügt die Stielzone in Abb. 9III bereits über die Lateralstränge *1* und *2* bzw. *1'* und *2'*.

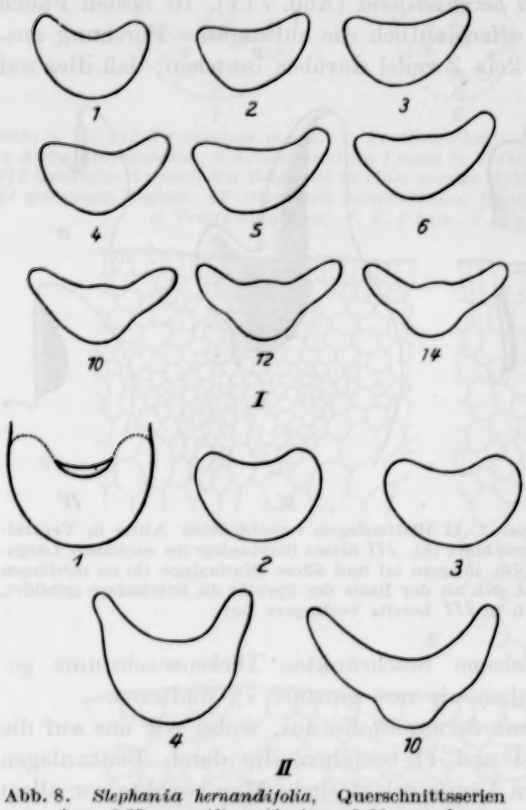


Abb. 8. *Stephania hernandifolia*, Querschnittsserien von einer 0,27 mm (*I*) und einer 0,52 mm langen Blattanlage (*II*).

Im Fortgang dieses Dickenwachstums, das seine größte Intensität in der medianen Region aufweist, wo sich in Abb. 9III die Teilungen sichtlich häufen, kommt es allmählich zu einem Ausgleich der Furchung bzw. zur Abrundung der Stielanlage. Den Beweis dafür liefert Abb. 9IV, der Querschnitt durch den selbst bereits nahezu 0,2 mm langen Stiel eines Primordiums von insgesamt 1,8 mm Länge. Das Verdickungsmeristem ist hier schon verschwunden. Im Bereich der von ihm produzierten Gewebe sind weitere Prokambien aufgetreten, nämlich die Anlagen der Lateralbündel *3* und *3'* sowie des Ventralmedianus *v* (vgl. Abb. 5IV).

Tropaeolum maius verhält sich in allen Stücken ähnlich. Zunächst mag man sich an Hand der Querschnittsserien Abb. 10 I und II, die von 0,13 mm bzw. 0,24 mm langen Primordien stammen, wiederum davon überzeugen, daß die Anlagen auf der adaxialen Seite ursprünglich ihrer ganzen Länge nach gefurcht sind, vor allem auch in der nur durch die Schnitte 1 in Abb. 10 I und II repräsentierten, also noch äußerst

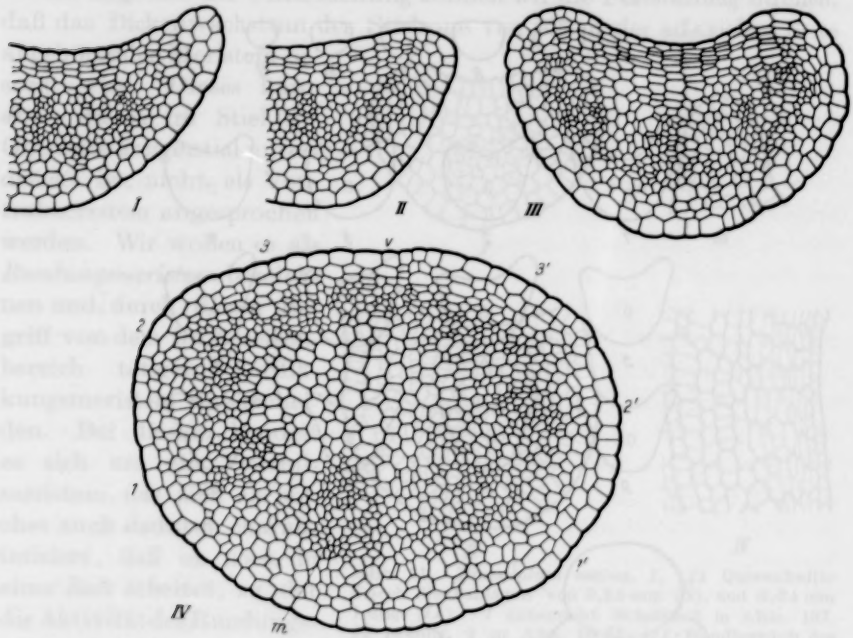


Abb. 9. *Stephania hernandifolia I—III* Querschnitte durch Blattanlagen. Es entspricht I Schnitt 3 in Abb. 8 I, *II* Schnitt 2 in Abb. 8 I und *III* Schnitt 2 in Abb. 8 II. *IV* Querschnitt durch den Stiel einer 1,8 mm langen Blattanlage. *m* Dorsal- und *v* Ventralmedianus, *1*, *2*, *3* und *1'*, *2'*, *3'* Seitenbündel.

kurzen Stielzone. In dieser ist ebenfalls ein Verdickungsmeristem tätig, das auch die Abrundung bewirkt, die der Stiel auf den Querschnitten durch das ältere, 0,84 mm lange Blatt in Abb. 10 III bereits aufweist.

Auch das Verhalten der Spreitenanlage ist von Interesse. Sie unterscheidet sich anfänglich kaum von der Stielregion (Abb. 11 I). Doch lassen sich an ihr im Bereich der künftigen Ränder schon bald subepidermale Randzellen nachweisen, auf deren Tätigkeit die nunmehr einsetzende Verbreiterung der Laminarsäume beruht (Abb. 11 II, III). Solche Randzellen sucht man im Stiel vergebens.

Auch die Spreitenanlage erfährt ein Dickenwachstum, das sich in ihr aber auf die Rippen, sonderlich die in die Fortsetzung des Stieles

fallende Mittelrippe beschränkt, in deren Bereich dann auch ein adaxiales Verdickungsmeristem angetroffen wird (Abb. 11II). Seine Anfänge sind schon auf dem Schnitt Abb. 11I zu bemerken, wo sich

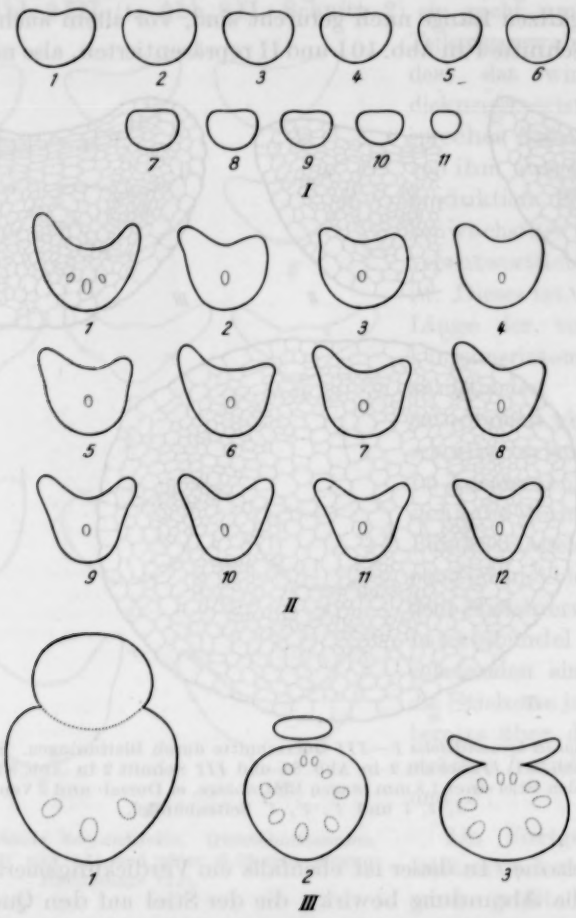


Abb. 10. *Tropaeolum maius*, Querschnittsserien durch Blattanlagen von 0,13 mm (*I*), 0,24 mm (*II*) und 0,84 mm Länge (*III*).

verschiedene Zellen der subepidermalen Schicht bereits periklinal geteilt haben. Gleiches gilt für *Stephania hernandifolia* (Abb. 9I).

Das Längenwachstum des Stieles erfolgt mit Hilfe eines interkalaren Vegetationspunktes, der sich im Fortgang der Entwicklung am oberen Ende des Stielprimordiums herausbildet. Nur in dieser Region und in dem aus ihr hervorgehenden Zuwachs erreicht das Verdickungsmeristem Abb. 11IV zufolge seine volle Aktivität, während es

an der Stielbasis nur eine beschränkte Tätigkeit entfaltet und somit auch keinen vollen Ausgleich der anfangs vorhandenen Furche zu bewirken vermag. So erklärt sich die zunächst überraschende Tatsache, daß der Stiel an seinem Grunde, wiewohl er auch dort als unifazial zu gelten hat, dauernd abgeflacht, ja sogar rinnenförmig vertieft ist (Abb. 5II).

Als Ergebnis der Untersuchung können wir die Feststellung buchen, daß das Dickenwachstum der Stielzone von einem der adaxialen Seite angehörenden Meristem besorgt wird. Dieses kann aber, da ja im Stiel die Oberseite kongential unterdrückt ist, nicht als Ventralmeristem angesprochen werden. Wir wollen es als *Rundungsmeristem* bezeichnen und durch diesen Begriff von dem im Spreitenbereich tätigen Verdikkungsmeristem unterscheiden. Bei diesem handelt es sich um ein Ventralmeristem, das sich als solches auch dadurch charakterisiert, daß es noch in einer Zeit arbeitet, zu der die Aktivität des Rundungsmeristems schon erloschen ist. An der Stielbasis bleibt die Furchung dauernd erhalten, weil die vom Rundungsmeristem ausgehende Gewebeproduktion vorzeitig zum Stillstand kommt.

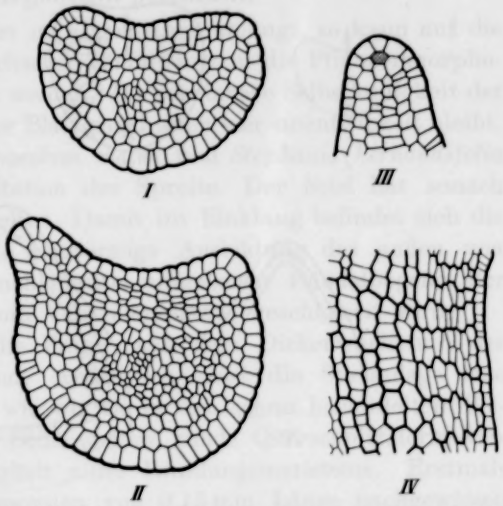


Abb. 11. *Tropaeolum maius*. *I*, *II* Querschnitte durch Blattanlagen von 0,13 mm (I). und 0,24 mm Länge (*II*). *I* entspricht Schnitt 2 in Abb. 10I, *II* Schnitt 2 in Abb. 10 *II*; *III* Randbereich des Schnittes 12 in Abb. 10II. Die vom Schnitt getroffene Randzelle schraffiert hervorgehoben. *IV* Längsschnitt durch das Stielprimordium einer Blattanlage.

Hand in Hand mit dem Dickenwachstum des Stieles geht die Bündelanlegung. Sie schreitet der Lage des Rundungsmeristems entsprechend von der abaxialen nach der adaxialen Seite fort. Als erstes Element des Bündelsystems erscheint also der Dorsalmedianus. Ihm schließen sich die Lateralbündel an, die sich, soweit sie der adaxialen Seite angehören, aus dem vom Rundungsmeristem erzeugten Gewebe bilden. Dies gilt insbesondere auch vom Ventralmedianus, wie es nach dessen Lage und Entstehung auch nicht anders sein kann.

Roths Irrtum besteht darin, daß sie die die adaxiale Furche des Primordiums begrenzenden Ränder mit den späteren Randbildungen identifiziert hat. Im Spreitenbereich zwar verwandeln sich die Primor-

dialränder in die definitiven Ränder des Organs. Im Stiel aber stellen sie sozusagen Scheinränder dar, deren Existenz lediglich darauf beruht, daß das Dickenwachstum noch nicht zum Abschluß gelangt ist. Das Verständnis dieses Verhaltens sollen die schematischen Figuren Abb. 12 I bis III befördern. Sie lehren zudem, daß die anfängliche Stielfurchung nichts mit Bifazialität zu tun hat. Es müßte ja sonst die Oberseite nachträglich wieder zum Schwinden gebracht werden, ein Vorgang, der,

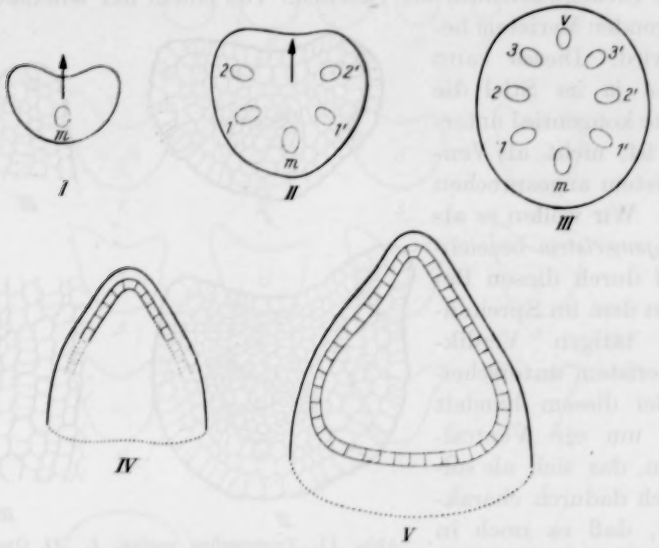


Abb. 12. *I—III* Dickenwachstum unifazialer Blattstiele in schematisierten Querschnitten. Der Pfeil in *I* und *II* gibt die Richtung an, in der der Rundungsprozeß vonstatten geht. *m* Dorsal- und *v* Ventralmedianus; *1*, *2*, *3* und *1'*, *2'*, *3'* Seitenbündel. *IV*, *V* Anlegung und Verlauf der Randzellreihen bei Unifazialität des Stiels, schematisch. Erklärung siehe Text.

da wir es mit pflanzlichen Verhältnissen zu tun haben, schlechthin nicht vorstellbar ist.

Die Anlegung der definitiven Blattränder besteht im Auftreten subepidermaler Randzellen. Deren Bildung beginnt an der Spitze des Primordiums, von wo aus der Prozeß in basipetaler Richtung fortschreitet (Schema Abb. 12 IV). Auf die Spreitenbasis greift er erst über, wenn das dort in Gang befindliche interkalare Wachstum hinreichend weit gediehen ist. Zu diesem Zeitpunkt nähert sich auch das Dickenwachstum des Stielprimordiums seinem Abschluß. Die Blattränder laufen nun nicht etwa am Stiel herab, vielmehr greifen sie an der Grenze von Spreite und Stiel auf die adaxiale Seite über, um sich quer über die Anlage hinweg miteinander zu vereinigen (Abb. 7 II). Im Bereich dieser Querzone gehen Schema Abb. 12 V zufolge auch die Randzellreihen ineinander über, womit die Voraussetzung für die

im weiteren Entwicklungsverlauf sich einstellende Peltation geschaffen ist (s. Exkurs 2). Auf Stielquerschnitten können hiernach von vornherein keine Randzellen erwartet werden. Vielfach vermissen wir sie zwar auch an bifazialen Stielen, zumal für den häufigen Fall, daß die von der Spreite herabziehenden Laminarsäume unentwickelt bleiben. In unifazialen Stielen muß ihr Fehlen demgegenüber als obligatorisch bezeichnet werden.

2. *Pelargonium peltatum.*

Was den Bau der Blätter im allgemeinen anlangt, so kann auf die Darstellung in Trolls Praktischer Einführung in die Pflanzenmorphologie (1954, S. 68) verwiesen werden. Die scheinbare Selbständigkeit der Stipeln zeugt davon, daß der Blattgrund auch hier unentwickelt bleibt. Übereinstimmung mit *Tropaeolum maius* und *Stephania hernandifolia* herrscht ferner in der Peltation der Spreite. Der Stiel hat sonach ebenfalls als unifazial zu gelten. Damit im Einklang befindet sich die Anatomie, insbesondere die ringförmige Ausbildung des außen von einem einheitlichen Sklerenchymantel umgebenen Bündelbogens, der auf der adaxialen Seite vom Ventralmedianus geschlossen wird.

Hier steht wiederum die Frage nach dem Dickenwachstum des Blattstieles im Vordergrund. Anfänglich weist die Stielanlage eine ähnliche Längsfurche auf, wie wir sie in den schon behandelten Beispielen angetroffen haben. Seine spätere runde Querschnittsform verdankt der Stiel der Tätigkeit eines Rundungsmeristems. Erstmals konnte dieses an Blattprimordien von 0,15 mm Länge nachgewiesen werden. In voller Aktivität treffen wir es in der Stielzone von Primordien an, die eine Länge von etwa 0,40 mm erlangt haben (Abb. 13 I). Unverkennbar ist, daß die von ihm aufgebauten antiklinalen Zellreihen auf die subepidermale Schicht der adaxialen Seite zurückgehen; denn sie alternieren mit den Zellen der Epidermis. Im Fortgang des Dickenwachstums schwindet die Furchung. Schließlich bietet sich der Stiel auf dem Querschnitt in voll gerundeter Form dar. Dies ist bereits der Fall, wenn die Stielanlage sich der Länge von 1 mm nähert (Abb. 13 II)

Von den Leitbündeln ist anfangs nur der dorsale Mittelnerv in Gestalt seines Prokambiums erkennbar (Abb. 13 I). Die Lateralbündel treten erst im Verlauf des Dickenwachstums in Erscheinung. Den Abschluß bildet der Ventralmedianus, wozu man den Ausschnitt von der adaxialen Stielseite einer 0,85 mm langen Blattanlage in Abb. 13 III vergleiche. Das ursprünglich vom Rundungsmeristem erzeugte Gewebe läßt hier einwärts noch deutlich die serial-antiklinale Anordnung der Zellen erkennen.

Im Anschluß an die Bündelanlegung vollzieht sich die Bildung des oben schon erwähnten Sklerenchymringes. Sie geht von dem

zwischen den Initialbündeln gelegenen Zellmaterial aus, das sich zunächst nicht merklich von dem angrenzenden Grundgewebe unterscheidet (in Abb. 13III schraffiert hervorgehoben). Nachher aber

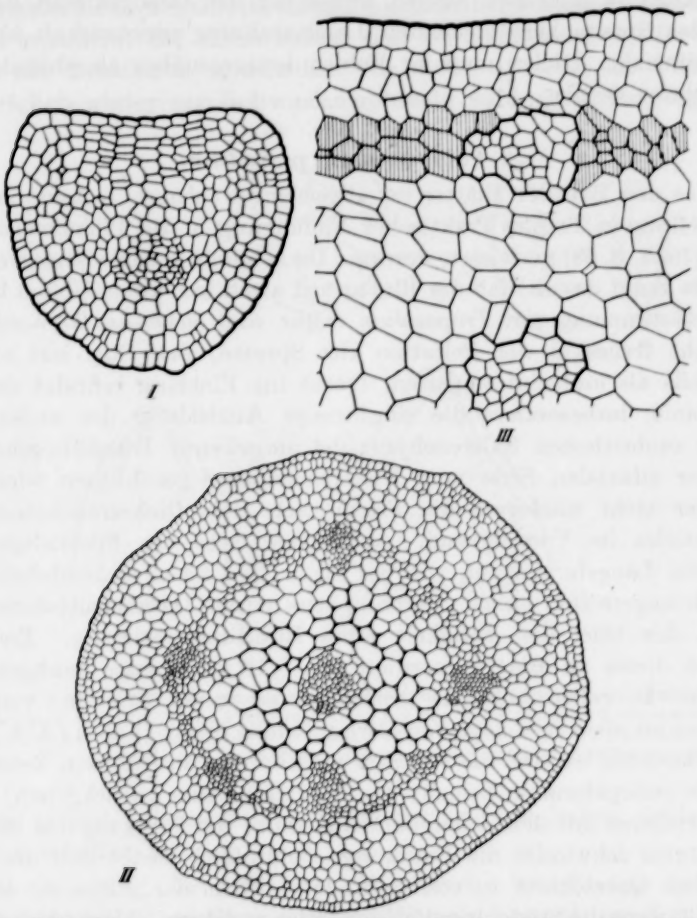


Abb. 13. *Pelargonium peltatum*. *I* Querschnitt durch die Stielzone einer Blattanlage von 0,38 mm Länge. *II* Querschnitt eines Blattstieles von 1,2 mm Länge. *III* adaxiale Seite des Stieles einer 0,85 mm langen Blattanlage im Querschnitt, mit Ventralmedianus. Die dem späteren Sklerenchymring entsprechende Gewebezone schraffiert.

erfahren die Zellen dieser Region lebhafte Teilungen, mit dem Ergebnis, daß kleinzellige Gewebebrücken entstehen, welche mit den Initialbündeln zusammen einen geschlossenen Ring bilden (Abb. 13II).

Im Verlauf der geschilderten Differenzierungsprozesse finden Zellteilungen auch im gesamten Grundgewebe statt. Sie führen zu einer gewissen zusätzlichen Verdickung des Organs, der die peripheren Bezirke folgen müssen. So sehen wir denn, daß diese, namentlich die

Epidermis und die subepidermale Schicht, eine Dilatation erfahren. Sie besteht in einer bevorzugt antiklinalen Aufteilung des betreffenden Zellmaterials, von der man sich an Hand der Querschnitte Abb. 13II und III leicht überzeugen kann.

3. Ricinus communis.

Bei ebenfalls peltater Ausbildung unterscheiden sich die Blätter von denen der bisher behandelten Pflanzen durch den Besitz einer

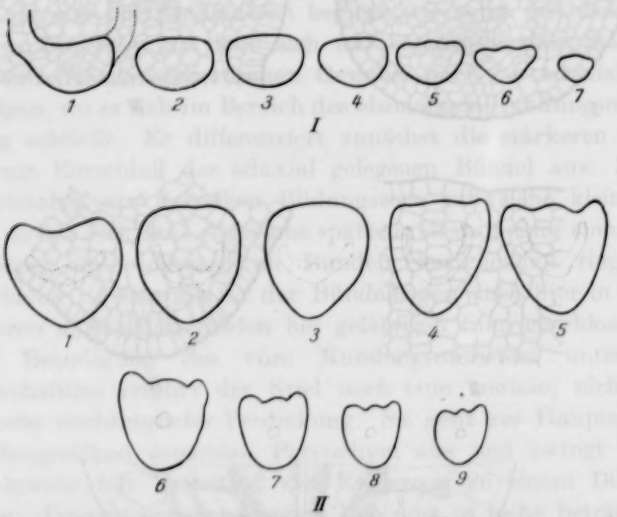


Abb. 14. *Ricinus communis*, Querschnittsserien durch Blattanlagen von 0,20 mm (*I*) und 0,52 mm Länge (*II*). Schnitt I 1 mit Stipelansatz. Serie *II* beginnt mit der Stielanlage.

sog. Gegenstipel (Troll 1939, S. 1257). Den Beweis für ihre Zugehörigkeit zu dem jeweils am selben Knoten inserierten Blatt liefert die Entwicklungsgeschichte. Am adulten Organ erscheint sie nur deshalb selbständig, weil der Blattgrund wiederum unausgebildet bleibt.

Eine von einem 0,20 mm langen Primordium stammende Schnittserie führt Abb. 14I vor Augen. Der Blattgrund beschränkt sich auf Schnitt 1. Der Stielzone, die bereits eine Länge von 0,06 mm erreicht hat, gehören die Schnitte 2, 3 und 4 an. Den größten Anteil am Gesamtprimordium hat die Spreite mit 0,12 mm (Schnitte 5, 6, 7 u. f.). Für ein 0,52 mm langes Primordium betragen die Ausmaße von Stiel und Spreite 0,08 mm bzw. 0,40 mm (Abb. 14II, wo die Stielzone von den Schnitten 1 bis 4 repräsentiert wird). Das Längenverhältnis der Spreiten beider Objekte beträgt hiernach $0{,}12:0{,}40 = 3:10$, das der Stiele $0{,}06:0{,}08 \approx 2:3$; das aber heißt, daß sich zu dieser Zeit die Längenzunahme der Spreite auf 7 Einheiten beläuft, wogegen sich der

Stiel nur um 1 Einheit verlängert. Wir begegnen also hier abermals einer entschiedenen Prolepsis des Spreitenteils.

Daß der Stiel vom Zeitpunkt seiner Anlegung an unifazial ist, leidet keinen Zweifel. Denn die Spreitenränder gehen an der Stielgrenze quer über die Stielanlage hinweg ineinander über. Die adaxiale

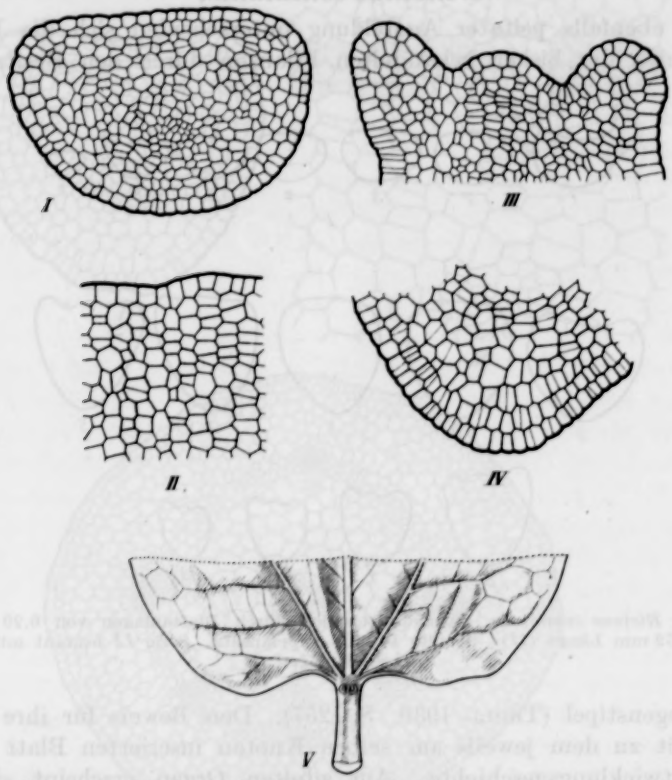


Abb. 15. *Ricinus communis*. *I* Querschnitt durch eine Blattanlage von 0,20 mm Länge (= Schnitt 3 in Abb. 14I). *II* Rundungsmeristem aus Querschnitt 3 Abb. 14II. *III, IV* Ventral- und Dorsalseite von Querschnitt 8 in Abb. 14II. *V* Kotyledo der Keimpflanze, Basalteil der Spreite mit Stiel.

Abflachung des Stielprimordiums spricht nicht gegen dessen Unifazialität. Sie ist vielmehr ebenso wie bei den schon besprochenen Objekten aufzufassen und weist uns darauf hin, daß die Dickenentwicklung auf diesem Stadium noch voll im Gange ist.

Die Anfänge des Dickenwachstums zeigt Abb. 15I, die vergrößerte Wiedergabe des Stielquerschnittes 3 in Abb. 14I. Es sind hier die subepidermalen Zellen in periklinale Teilungen eingetreten. Seitwärts von der Mediane weist die subepidermale Schicht hierin einen deutlichen Vorsprung auf. Der Prozeß greift aber bald auch auf die mediane

Region über. Alsdann herrschen Verhältnisse, wie wir sie u. a. bei *Pelargonium peltatum* (Abb. 13 I) angetroffen haben.

In einer Blattanlage von 0,52 mm Länge hat das Rundungsmeristem bereits ein recht umfangreiches Gewebe aufgebaut (Abb. 15 II). Demgemäß hat auch die Stieldicke erheblich zugenommen, wie ein Vergleich der entsprechenden Schnitte in den maßstabgleich wiedergegebenen Serien Abb. 14 I und II lehrt. An der Spreitenbasis tritt uns das Verdickungsgewebe in Gestalt eines Ventralmeristems entgegen (Abb. 15 III).

Die Anlegung der Prokambien beginnt wie sonst mit dem Dorsalmedianus. Von ihm aus läßt sich auf entsprechenden Stadien ein Bogen kleinzellig-meristematischen Gewebes nach der adaxialen Seite hin verfolgen, wo er sich im Bereich des ehemaligen Rundungsmeristems zum Ring schließt. Er differenziert zunächst die stärkeren lateralen Stränge mit Einschluß der adaxial gelegenen Bündel aus. Zwischen diesen entstehen aus derselben Bildungszone zahlreiche kleinere Prokambien, so daß sich das Leitgewebe später in Gestalt einer einheitlichen, aus größeren und schwächeren Bündeln bestehenden ringförmigen Zone darbietet. Jedenfalls ist der Bündelbogen auch hier in dem uns von anderen unifazialen Stielen her geläufigen Sinn geschlossen.

Nach Beendigung des vom Rundungsmeristem unterhaltenen Dickenwachstums erfährt der Stiel noch eine gewisse, nicht einmal unerhebliche nachträgliche Verdickung. Sie geht zur Hauptsache von dem umfangreichen zentralen Parenchym aus und zwingt die peripheren Gewebe mit Einschluß der Epidermis zu einem Dilatationswachstum. Dementsprechend lassen sich dort in recht beträchtlichem Umfange Antiklinalteilungen feststellen (Abb. 15 IV).

Von den Folgeblättern weichen im Stielbau die Primär- und Keimblätter teilweise nicht unerheblich ab. Als Primärblätter fassen wir der Darstellung Trolls zufolge (1954, S. 21 f.) die beiden ersten auf die Kotyledonen folgenden Blattorgane auf, die zum Unterschied von den nach ihnen gebildeten, dispers angeordneten Blattorganen wirtelig stehen. Ihr Stiel interessiert uns hier deshalb, weil er bei im übrigen rundlicher Querschnittsform an seiner Basis oberseits rinnenförmig eingetieft ist. Noch stärker ausgeprägt ist die Furchung an den Kotyledonarstielen, wo sie sich zudem bis zur Spreiteninsertion erstreckt (Abb. 15 V). Troll hat dieses Verhalten früher (1932, S. 219) im Sinne eines subunifizialen Baues aufgefaßt und angenommen, daß die Stieloberseite bei allerdings extremer Reduktion auf die Furchensohle eingeschränkt sei. Für die Primärblattstiele läßt sich diese Anschauung kaum aufrechterhalten. Die Verhältnisse liegen hier zweifellos ähnlich wie an der Stielbasis der *Tropaeolum*-Blätter, wo die Furchung auf eine vorzeitige Sistierung der vom Rundungsmeristem ausgehenden

Gewebebildung zurückzuführen ist (S. 301). Gleiches haben wir wohl bei *Ricinus* für die Kotyledonarstiele anzunehmen. Ein Unterschied dürfte nur im Ausmaß des Hemmungsprozesses bestehen, der sich an den Kotyledonen über die gesamte Stiellänge erstreckt und in der medianen Region überhaupt keine Verdickung aufkommen läßt. Auch an den Folgeblattstielen eilen ja die Flanken des Organs in der Verdickung dem medianen Bereich voraus (S. 306). Gesetzt es unterbliebe hier das Dickenwachstum, so müßte sich die Querschnittsform ergeben, die die Primärblattstiele an ihrer Basis und die Kotyledonarstiele ihrer gesamten Erstreckung nach zeigen. Oder umgekehrt: es müßte, falls das Rundungsmeristem auch im medianen Bereich voll tätig wäre, der Kotyledonarstiel die Querschnittsform der Laubblattstiele annehmen.

4. Umbelliferen.

Als Untersuchungsobjekt diente in erster Linie *Cicuta virosa*, neben der ergänzungsweise noch *Cryptotaenia canadensis* herangezogen wurde. Die Verhältnisse sind hier besonders lehrreich, weshalb sie eine etwas ausführlichere Darstellung erfahren sollen.

Gleich anderen Umbelliferen verfügen die Blätter dieser Pflanzen über einen verlängerten scheidenförmigen Blattgrund. Der Blattstiel ist unifazial, wie daraus hervorgeht, daß die Blattränder im oberen Scheidenbereich unter allmählichem Schwund der Oberseite sich einander nähern und schließlich ineinander übergehen. Die Unifazialität kann sich (so namentlich an kräftigen Blättern) auch noch auf das erste Glied der Rhachis erstrecken. An schwächeren Blattorganen ist jedoch die gesamte Rhachis bifazial gebaut, wobei die Bifazialität spitzenwärts von Spindel- zu Spindelglied verstärkt hervortritt. In all diesen Beziehungen kann auf die Darstellung Trolls (1934 und 1939, S. 1612ff.) verwiesen werden.

Der Bündelverlauf im Bereich der Blattachse, also von Scheide, Stiel und Rhachis, soll am Beispiel von *Cicuta virosa* analysiert werden (Abb. 16I). Ein Querschnitt durch den basalen Scheidenbereich (1) zeigt neben dem Dorsalmedianus jederseits neun Lateralstränge, von denen die Bündel *9* und *9'* als die eigentlichen Randbündel zu betrachten sind. Im Grunde denselben Bau weist das Leitsystem auch noch in dem wesentlich höher geführten Schnitt 2 auf, obwohl hier die Scheidenflügel zugunsten der Dickenentwicklung schon stark reduziert sind. Dieser Prozeß führt schließlich zur Einziehung der Bündel *9* und *9'* (3). Mit Schnitt 4 befinden wir uns im Übergangsbereich zwischen Scheide und Stiel. Bemerkenswert ist das Auftreten des adaxialen Medianbündels *v*, das den bis dahin offenen Bündelbogen ventral schließt. Dieser Ventralmedianus geht nicht aus der Vereinigung der Bündel *8*

und 8′ hervor, sondern bildet sich unabhängig von ihnen frei im Grundgewebe. Gleichwohl dürften wir nicht fehl gehen, wenn wir der Auffassung sind, daß seine Konstituenten Äste des Bündelpaares 8 und 8′ darstellen, die nur im Abzweigungsbereich selbst unentwickelt bleiben. Im Stiel (5) hat sich Schnitt 4 gegenüber nichts geändert. In der Rhachis (6) hingegen fällt uns neben der Reduktion der Bündelzahl das Fehlen

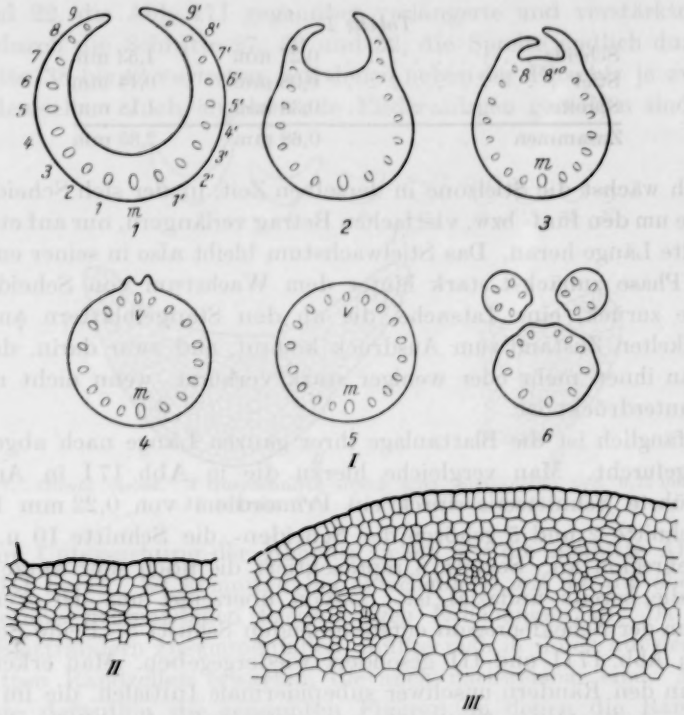


Abb. 16. *Cicuta virosa*. *I* Querschnitte durch eine Blattanlage von 2,85 mm Länge. *1*—*3* Blattgrund; *4* Übergangsregion; *5* Stiel; *6* Spreite (erstes Fiederjoch). *m* Dorsal- und *v* Ventralmedianus; *1*, *2* usw. bzw. *1′*, *2′* usw. Seitenbündel. *II* adaxiale Seite des Blattgrundes aus Schnitt *3* in *I*. *III* adaxiale Seite des Stieles aus Schnitt *5* in *I*.

des adaxialen Medianstranges (Ventralmedianus) auf. Hier also herrscht wieder bifaziale Struktur. Im Grunde dieselben Verhältnisse kehren bei *Cryptotaenia canadensis* und vergleichbaren anderen Umbelliferen wieder.

Vor allem hat uns aber die Gliederung der Blattanlagen und deren Stielzone zu interessieren, wobei wir uns wieder bevorzugt an das Beispiel von *Cicuta virosa* halten wollen. An einem 0,22 mm langen Primordium ist von einem distinkten Stielabschnitt noch nichts zu erkennen. Erstmals haben wir einen solchen an Anlagen von 0,68 mm Länge angetroffen, wo er selbst eine Länge von 0,08 mm aufwies. An einem Primordium endlich von 2,85 mm Länge maß er 0,14 mm.

Beim Vergleich mit Scheide und Spreite zeigt sich, daß sich die Stielzone diesen beiden Abschnitten des Primordiums gegenüber durch die Langsamkeit ihrer Längenentwicklung auszeichnet. Des leichteren Überblickes halber sind in der nachfolgenden Tabelle die Ausmaße der einzelnen Blattabschnitte für die Primordien von 0,68 mm und 2,85 mm Länge nebeneinandergestellt:

Tabelle 1.

Scheide	0,27 mm	1,53 mm
Stiel	0,08 mm	0,14 mm
Spreite	0,33 mm	1,18 mm
Zusammen	0,68 mm	2,85 mm

Danach wächst die Stielzone in derselben Zeit, in der sich Scheide und Spreite um den fünf- bzw. vierfachen Betrag verlängern, nur auf etwa die doppelte Länge heran. Das Stielwachstum bleibt also in seiner embryonalen Phase zunächst stark hinter dem Wachstum von Scheide und Spreite zurück, eine Tatsache, die an den Stengelblättern auch im entwickelten Zustand zum Ausdruck kommt, und zwar darin, daß der Stiel an ihnen mehr oder weniger stark verkürzt, wenn nicht nahezu ganz unterdrückt ist.

Anfänglich ist die Blattanlage ihrer ganzen Länge nach abgeflacht bzw. gefurcht. Man vergleiche hierzu die in Abb. 17 I in Auswahl vorgeführte Schnittserie durch ein Primordium von 0,22 mm Länge. Die Schnitte 2 und 5 gehören der Scheiden-, die Schnitte 10 u. f. der Spreitenregion an. Schnitt 8 repräsentiert die noch sehr kurze Stielzone, die bereits unifazial ist. Davon überzeugt uns der Vergleich mit dem der Scheidenregion entstammenden Schnitt 5. Beide Schnitte sind in Abb. 17 II und III gesondert wiedergegeben. Man erkennt so in II an den Rändern unschwer subepidermale Initialen, die im Sinne einer zweischneidigen Segmentierung tätig sind. Anschließend gehen sie zu einschneidiger Segmentierung über, bis endlich die meristematische Aktivität in die Epidermis verlagert wird. In dieser Endphase des Randwachstums entstehen die hyalinen Scheidensäume des entwickelten Blattes. Jedenfalls ist das Organ in diesem Bereich eindeutig bifazial. In der Stielzone vermissen wir demgegenüber die Randzellen sowohl zu dieser Zeit wie auch später. Es gelangen in ihr also keine Ränder zur Ausbildung, mit anderen Worten: der Stiel wird schon unifazial angelegt.

Daß dem so ist, lehrt auch der Vergleich mit der Spreite bzw. der Rhachis, die zwar stielartige Beschaffenheit aufweist, dem Stiel gegenüber aber in der Regel ihrer ganzen Erstreckung nach bifazial gebaut ist. Freilich bleibt die Oberseite auf eine schmale, von den nur wenig hervortretenden Rändern begrenzte Rinne beschränkt.

Zum Nachweis der Tatsache, daß sich der Stiel durch Unifazialität von der bifazialen Rhachis unterscheidet, bedienen wir uns eines älteren, nahezu 0,70 mm Länge messenden Stadiums, und zwar deshalb, weil erst auf ihm die Spreite hinreichend weit entwickelt ist. Von einer solchen Blattanlage stammt die wieder nur in Auswahl wiedergegebene Schnittserie in Abb. 18 I. Die Scheidenregion ist durch die Schnitte 1, 8, 15 und 22, die Abb. 17 I gegenüber verlängerte und verstärkte Stielzone durch die Schnitte 27, 30 und 32, die Spreite endlich durch die Schnitte 38 bis 42 vertreten, auf denen neben der Rhachis je zwei ein und demselben Joch angehörende Fiederanlagen getroffen sind.

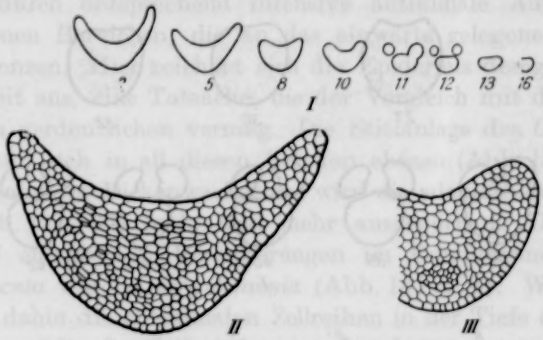


Abb. 17. *Cicuta virosa*. *I* Querschnitte durch eine Blattanlage von 0,22 mm Länge. *II* Schnitt 5 in *I*. *III* Schnitt 8 in *I*.

Zur Untersuchung der Rhachis ziehen wir die Schnitte Abb. 18 II und III heran. Es kommt dabei entscheidend auf die die oberseitige Eintiefung begrenzenden leistenartigen Erhebungen an. Da sie mit den Blatträndern zusammenfallen, müßte man in ihnen auf den Querschnitten Randzellen erwarten, die auch nachweisbar sind. Man betrachte daraufhin die genannten Figuren, in denen die Randleisten mit *R* und *R'* bezeichnet sind. Unschwer erkennt man in ihnen nach dem Peri-Antiklinal-Typus arbeitende subepidermale Initialen. In Abb. 18 II haben diese ihre Tätigkeit mit der Bildung einer Periklinalwand aufgenommen, worauf sich die äußere der beiden Tochterzellen durch eine Antiklinalwand inäqual geteilt hat. Die größere Zelle wäre anschließend wiederum durch eine Antiklinalwand zerlegt worden. Von den drei so gebildeten Außenzellen der Gruppe übernähme das mittlere Element die Fortsetzung. So ist es in Abb. 18 III geschehen. Auf dem hiermit erreichten Stadium dürfte der Prozeß zum Stillstand kommen. Haben wir es doch im Unterschied zu den Fiederprimordien mit Randbereichen zu tun, die nur ein sehr geringes Breitenwachstum erfahren. Jedenfalls stellt die auf der adaxialen Seite der Anlage entlang laufende Furche die eingetiefte Oberseite (Ventralseite) des Primordiums dar.

Wie nun verhält sich im Vergleich hierzu die Stielzone? Wohl weist auch sie eine Furche auf (Abb. 18IV). In den randartigen Erhebungen, von welchen diese begrenzt wird, vermissen wir aber Marginalzellen sowohl des zweischneidig segmentierenden Typs, wie wir sie im

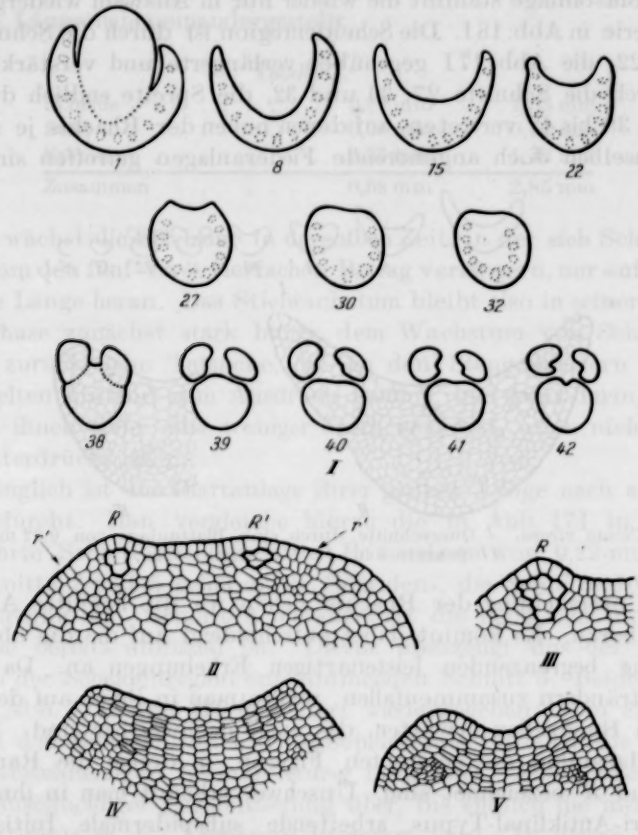


Abb. 18. *I—IV Cicuta virosa.* *I* Querschnitte durch eine Blattanlage von 0,68 mm Länge. *1, 8, 15, 22* Blattgrund; *27, 30, 32* Stiel; *38—42* Spreite. *II* adaxiale Seite der Rhachis aus Schnitt *40* in *I*. *III* linke Randleiste der Rhachis aus Schnitt *41* in *I*. *IV* adaxiale Stielseite mit Rundungsmeristem aus Schnitt *27* in *I*. *V Cryptotaenia canadensis*, adaxiale Stielseite mit Rundungsmeristem. Sonstige Erklärung s. Text.

Blattgrund angetroffen haben (Abb. 17II), als auch der nach dem Muster der peri-antiklinalen Segmentierung arbeitenden Form, die uns in der Spreite (Rhachis) begegnet sind (Abb. 18II, III). Somit fehlen in dieser Region der Anlage die Blattränder. Wir haben es vielmehr mit Scheinrändern zu tun ähnlich jenen, die wir an den Stielprimordien der schon behandelten Beispiele kennenlernten und die sich wie dort nur so lange erhalten, als das Verdickungsmeristem seine Tätigkeit noch nicht abgeschlossen hat.

Damit kommen wir auf das Dickenwachstum des Stieles zu sprechen, das nach Ausweis der Querschnitte 27, 30 und 32 in Abb. 18I an einer älteren Blattanlage schon erhebliche Ausmaße erreicht hat. Da nun der Stiel, wie wir feststellen konnten, unifazial ist, so haben wir ein Rundungsmeristem zu gewärtigen. Ein solches ist in der Tat vorhanden. Es nimmt Abb. 18IV zufolge die ganze Breite der adaxialen Furche ein und wird von den Zellen der subepidermalen Schicht gebildet. In lebhafter, vorwiegend periklinaler Teilung begriffen bauen diese tief in das Stielgewebe hinein zu verfolgende antiklinale Zellreihen auf. An den Flanken der Anlage folgt die Epidermis diesem Wachstum durch entsprechend intensive antiklinale Aufteilung der Zellen in jenen Bereichen, die an das einwärts gelegene Rundungsmeristem grenzen. Hier zeichnet sich die Epidermis demgemäß durch Kleinzelligkeit aus, eine Tatsache, die der Vergleich mit der Furchenepidermis zu verdeutlichen vermag. Die Stielanlage des *Cryptotaenia*-Blattes verhält sich in all diesen Stücken ebenso (Abb. 18V).

Im Fortgang des Dickenwachstums wird die adaxiale Furche gemäß Schema Abb. 12I—III mehr und mehr ausgeglichen. Diesem Rundungsprozeß entsprechen Veränderungen im Rundungsmeristem, sowohl bei *Cicuta* wie bei *Cryptotaenia* (Abb. 18IV, V). Während sich nämlich bis dahin die antiklinalen Zellreihen in der Tiefe des Gewebes auf Grund antiklinaler Teilungen vermehrt hatten, unterbleibt diese Ausweitung in dem Maße, als sich die Rundung ihrem Abschluß nähert. Auf den Schnitten nimmt die Zahl der antiklinalen Zellreihen in Richtung auf die sich verschmälernde adaxiale Stielfurche ab. So zählt man ihrer in Abb. 18IV innen 21 und außen 17, in Abb. 18V entsprechend 14 und 10. Zuletzt gehen aus dem vom Rundungsmeristem erzeugten Gewebe die Leitbündel der adaxialen Stielseite, unter ihnen der Ventralmedianus, hervor, wozu man besonders Abb. 16III vergleiche. Insgesamt haben wir es hier wohl mit dem eindrucksvollsten Beispiel für Stielverdickung mittels eines Rundungsmeristems zu tun.

In den bifazialen Teilen der Blattachse findet ebenfalls ein Dickenwachstum statt, das um so größere Beträge aufweist, je kräftiger das entwickelte Organ in den betreffenden Teilen ist. Das Verdickungsmeristem haben wir hier, wo es der morphologischen Oberseite angehört, natürlich als Ventralmeristem anzusprechen.

Gleiches gilt für den Scheidenbereich, in dem der Betrag des vom Ventralmeristem veranlaßten Dickenwachstums aufwärts stark zunimmt. Man vergleiche dazu die Querschnitte 1, 8, 15 und 22 in Abb. 18I. An der Scheidenbasis kann überhaupt kaum von einem spezifischen Dickenwachstum gesprochen werden. Es fehlt dort demgemäß auch das Ventralmeristem (Abb. 19I). Schwach entwickelt zeigt es sich in der mittleren Scheidenregion (Abb. 19II). Im oberen Drittel der Scheide

jedoch entfaltet es eine so beträchtliche Aktivität, daß auf einem Querschnitt stark verlängerte antiklinale Zellreihen hervortreten (Abb. 19 III). Diese Angaben beziehen sich aber nur auf den Mittelteil der Scheide, also die mediane Region. Die Scheidenflügel bleiben vom Verdickungsprozeß ausgeschlossen.

Vom Ventralmeristem unterscheidet sich das Rundungsmeristem bei aller Ähnlichkeit im histologischen Verhalten auffallend durch das frühzeitige Erlöschen seiner histogenetischen Tätigkeit. Zum Beleg sei auf die Schnitte Abb. 16 II und III verwiesen, die, von derselben Blattanlage stammend, einerseits dem Scheidenbereich (II) und andererseits der Stielregion (III) entnommen sind. In dieser ist

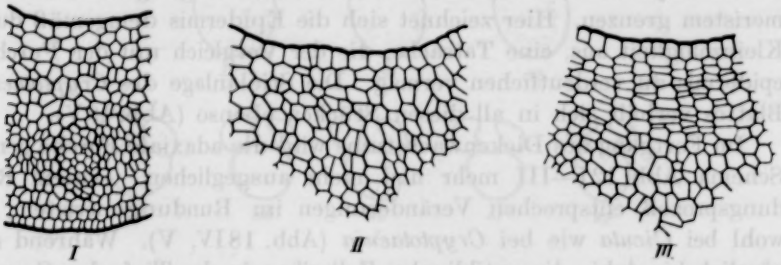


Abb. 19. *Cicuta virosa*. *I* mediane Region des Querschnittes *8* in Abb. 18 I. *II* adaxiale Seite des Schnittes *15* in Abb. 18 I. *III* adaxiale Seite des Schnittes *22* in Abb. 18 I.

das Verdickungsmeristem bereits verschwunden und das von ihm erzeugte Gewebe zur Ausgliederung der Prokambien geschritten, während es im Scheidenteil noch voll aktiv ist. Mit Bezug auf Spreite und Stiel gilt Entsprechendes für die Blätter von *Tropaeolum*, *Stephania*, *Pelargonium* und *Ricinus*. Bei *Cotinus* dagegen, wo sich die Bifazialität über das gesamte Blatt erstreckt, ist ein solcher Unterschied nicht festzustellen.

Abschließend sei nochmals auf den Spindelquerschnitt Abb. 18 II zurückgegriffen. Das zwischen den mit *r* und *r'* bezeichneten Prokambien der beiden Randbündel gelegene Gewebe, das seine Entstehung dem Ventralmeristem verdankt, läßt noch die Gruppierung der Zellen zu antiklinalen Reihen erkennen. Doch nähert sich die meristematische Phase bereits ihrem Abschluß. Das ist der Zeitpunkt, zu dem in den Randleisten (*R*, *R'*) erstmals die Marginalzellen in Erscheinung treten. Diesem Beispiel folgen auch bifaziale Blattstiele für den Fall, daß sie eine stärkere Verdickung erfahren. Der Befund ist ferner für die Beurteilung der Wachstumsvorgänge von Bedeutung, die sich beim Zustandekommen der Peltation abspielen. Dort ist nämlich ebenfalls zwischen dem Dickenwachstum des Primordiums und der Randanlegung scharf zu unterscheiden (s. Exkurs 2).

5. Monokotyledonen.

Unifazialer Stielbau ist weitverbreitet namentlich bei den Araceen. Aus der großen Zahl der verfügbaren Beispiele wählen wir *Remusatia vivipara* und *Zamioculcas zamiifolia* aus, die beide Schildblätter besitzen. Da zudem die Scheidenränder quer über die Stielbasis miteinander verbunden bzw. zu einem kapuzenförmigen, einer Medianstipel vergleichbaren Anhang erweitert sind, so kann über die Unifazialität des Stielbaues auch hier kein Zweifel bestehen. Zur Diskussion steht dagegen die Frage nach ihrem Zustandekommen im Verlauf der Blattentwicklung, die wir auch auf *Allium Schoenoprasum* ausdehnen, einer jener zahlreichen Monokotyledonen, bei denen die Differenzierung des Oberblattes in Stiel und Spreite unterbleibt und das Oberblatt im ganzen unifazialen Bau aufweist.

Remusatia vivipara.

In der Anatomie des Blattstieles herrscht Ähnlichkeit mit anderen Araceen, etwa mit *Anthurium*-Arten. Während bei der Masse der Dikotylen die in beträchtlicher Zahl auftretenden Bündel in der Peripherie des Querschnittes einen Bogen oder Ring bilden, sind sie hier „zerstreut" angeordnet. Dieses Verhalten bereitet sich schon im Blattgrund vor, wie Abb. 20I für *Anthurium Andreanum* zeigt. Im Blattstiel ist der Bündelkomplex hier durch einen die peripheren Stränge einschließenden Sklerenchymring zusammengefaßt (Abb. 20II).

Remusatia vivipara unterscheidet sich von der genannten *Anthurium*-Art nur insofern, als die im Umfang des Organs stehenden Bündel je über einen gesonderten Sklerenchymstrang verfügen. Diese in den Querschnitten Abb. 20III—V allein berücksichtigten Außenstränge lassen sich auch in Überlegungen einbeziehen, die den Nachweis der Stielunifazialität zum Gegenstand haben. Der Blattgrund jedenfalls ist bifazial. Wie Querschnitt Abb. 20III lehrt, bilden die Außenbündel hier einen auf der Ventralseite weit geöffneten, die beiden Ränder miteinander verbindenden Bogen. An der oberen Scheidengrenze ist die Ventralseite bereits auf eine enge Furche eingeschränkt. Im Zusammenhang damit hat sich der Bündelbogen nahezu geschlossen (Abb. 20IV). Käme die Oberseite ganz in Wegfall, so müßte sich die Form des Querschnittes Abb. 20V ergeben. Und dieses Querschnittsbild liefert in der Tat der Blattstiel, womit dessen Unifazialität auch von dieser Seite her erwiesen ist.

Wenden wir uns nun der *Blattentwicklung* zu. Bis zu einer Länge von etwa 0,20 mm verharrt das Primordium in einem noch undifferenzierten Zustand. Was uns daran vornehmlich interessiert, ist die Tatsache, daß es auf seiner adaxialen Seite eine tiefe Furche aufweist; die sich spitzenwärts um so mehr verschmälert, als die Anlage sich

verjüngt (Abb. 21 I). Im gleichen Maß nimmt deren relative Dicke nicht unbeträchtlich zu. So liefern entsprechende Messungen für das Verhältnis Breite:Dicke (in der Mediane) bei Schnitt 1 den Wert 2,

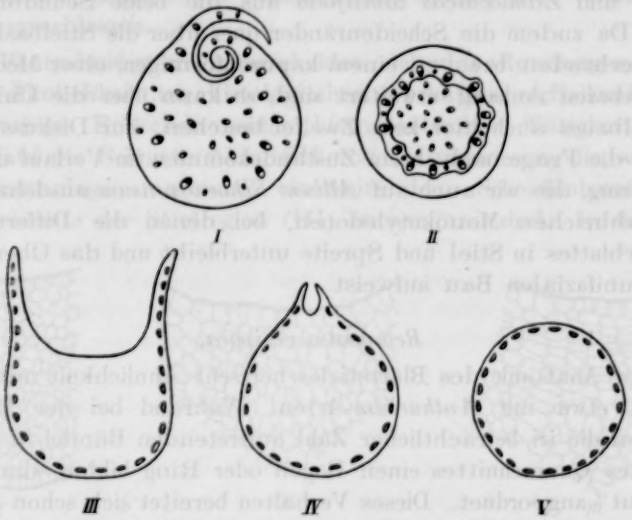


Abb. 20. *I, II Anthurium Andreanum.* Querschnitte durch Scheidenteil und Stiel eines entwickelten Blattes. Die peripheren Bündel in *II* sind einer sklerenchymatischen Ringzone eingebettet. *III—V Remusatia vivipara.* Querschnitte durch die Scheidenmitte, das obere Scheidenende und den Stiel eines entwickelten Blattes. Leitbündel weggelassen, nur die in der Peripherie liegenden Sklerenchymstränge gezeichnet.

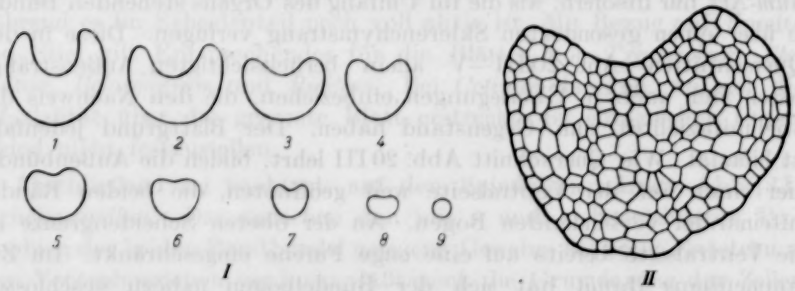


Abb. 21. *Remusatia vivipara. I* Querschnittsserie von einem 0,18 mm langen Blattprimordium. *II* Schnitt *4* in *I*.

bei Schnitt 5 dagegen den Wert 1,4. In dieser Verschiebung kündigt sich bereits die Differenzierung in Unter- und Oberblatt an, welch letzteres sich bald darauf selbst wieder in Stiel und Spreite gliedert.

Erstmals konnte eine Stielanlage an einem 0,46 mm langen Primordium festgestellt werden. Ihre Länge betrug daran nur 0,05 mm. Bei einer Primordienlänge von 1,46 mm maß sie dann schon 0,11 mm. Diese Längenzunahme ist aber, verglichen mit dem Verhalten von

Scheide und Spreite, gering, wie die in der nachfolgenden Tabelle zusammengefaßten Werte lehren:

Tabelle 2.

Scheide	0,15 mm	0,44 mm
Stiel	0,05 mm	0,11 mm
Spreite	0,26 mm	1,09 mm
Zusammen	0,46 mm	1,64 mm

In derselben Zeit also, in der Scheide und Spreite sich um den drei- bzw. vierfachen Betrag verlängern, erfährt der Stiel nur einen Zuwachs auf

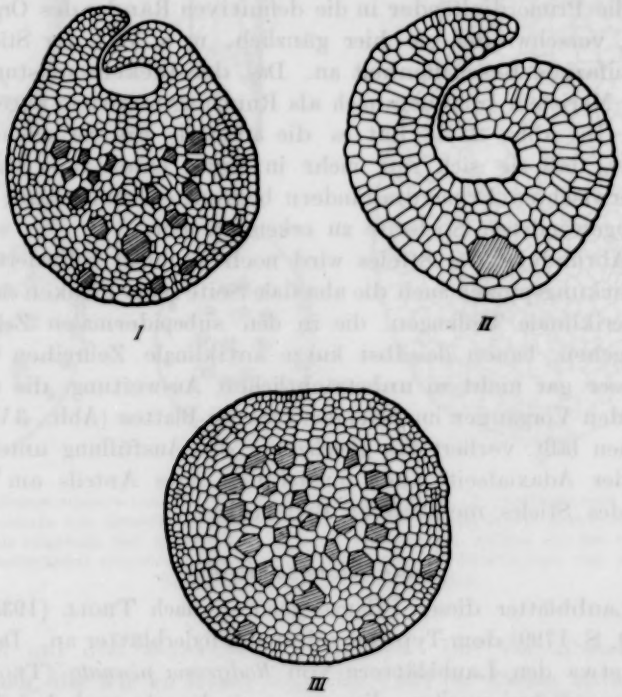


Abb. 22. *Remusatia vivipara*, Blattanlage von 1,64 mm Länge. *I* Scheidenteil; *II* Spreite; *III* Stiel. Bündelanlagen durch Schraffierung gekennzeichnet. Sonstige Erklärung s. Text.

die doppelte Länge. Die proleptische Entwicklung der Spreite hält weiterhin an. An einem Blatt von 10 mm Gesamtlänge wies sie eine Länge von 6 mm auf, während Scheide und Stiel je 2 mm maßen. Weiterhin ändert sich das Verhältnis mehr und mehr zugunsten des Stieles, dem gegenüber namentlich die Scheide im Längenwachstum zurückbleibt. An älteren Blättern entfallen auf sie nur noch etwa 25% der Gesamtlänge von Stiel und Scheide.

Auf dem Frühstadium seiner Entwicklung läßt das Primordium noch keinerlei Randwachstum erkennen. Nicht einmal Randzellen sind zu dieser Zeit vorhanden (Abb. 21 II). Nachher werden solche ausgebildet, aber nur im Scheiden- und Spreitenteil der in der Differenzierung fortgeschrittenen Anlage. Sie entfalten dort auf Grund vorwiegend zweischneidiger Segmentierung eine rege Aktivität, was zum Aufbau der Scheiden- bzw. der Spreitenflügel führt (Abb. 22 I, II).

Ganz anders der Stiel. In seinem Bereich findet allein ein lebhaftes Dickenwachstum statt, in dessen Verlauf die adaxiale Furche des Primordiums ausgeglichen wird, ohne daß es je zur Entstehung subepidermaler Randzellen kommt. Während sich also in Scheide und Spreite die Primordialränder in die definitiven Ränder des Organs verwandeln, verschwinden sie hier gänzlich, m. a. W.: der Stiel nimmt radiär-unifaziale Beschaffenheit an. Das das Dickenwachstum unterhaltende Meristem muß demnach als Rundungsmeristem angesprochen werden. In Abb. 22 III hat es die adaxiale Furche schon so weit ausgefüllt, daß sie sich nur mehr in Form einer von den bereits stark verwischten Primordialrändern begrenzten Abflachung der der Achse zugewendeten Stielseite zu erkennen gibt.

Die Abrundung des Stieles wird noch dadurch befördert, daß in den Verdickungsprozeß auch die abaxiale Seite samt Flanken einbezogen wird. Periklinale Teilungen, die in den subepidermalen Zellen vonstatten gehen, bauen daselbst kurze antiklinale Zellreihen auf. Im Zuge dieser gar nicht so unbeträchtlichen Ausweitung, die sich entsprechenden Vorgängen im Stiel des *Cotinus*-Blattes (Abb. 3 V, S. 291) vergleichen läßt, verliert die gleichzeitig des Ausfüllung unterliegende Furche der Adaxialseite auch hinsichtlich ihres Anteils am Gesamtumfang des Stieles merklich an Bedeutung.

Zamioculcas zamiifolia.

Die Laubblätter dieser Pflanze gehören nach Troll (1935, S. 424 und 1939, S. 1799) dem Typ der peltaten Fiederblätter an. Darin können sie etwa den Laubblättern von *Rodgersia pinnata* (Troll 1939, S. 1797) verglichen werden, dies um so mehr, als auch bei ihnen die unten von der (freilich häufig rudimentierten) Querfieder begrenzte Rhachis achsenartig verlängert ist.

Auffallend für eine Aracee ist die Kürze des Blattgrundes, dessen Ränder zu einer häutigen Kapuze auswachsen, so daß fast das Bild einer median-axillären Stipel entsteht (Abb. 23 I). Beides, die Gestaltung des Unterblattes und die Peltation der Spreite, sind jedenfalls untrügliche Symptome dafür, daß der Stiel unifazial gebaut ist. Damit steht seine rundliche, nur durch seitliche Abplattung modifizierte Querschnittsform, vor allem aber das Fehlen jeglicher Randbildungen im Einklang (Abb. 23 III).

Sollten trotzdem noch Zweifel über die Unifazialität des Stieles bestehen, so vermag diese der Vergleich mit der Rhachis zu zerstreuen. Diese ist auf der adaxialen Seite ihrer ganzen Länge nach rinnenartig vertieft (Abb. 23 II und IV). Von vornherein dürfen wir annehmen, daß das Furchenareal der der Dorsalseite gegenüber allerdings stark eingeengten Ventralseite entspricht, die Rhachis also bifaziale Struktur zeigt. Die die Furche begrenzenden Ränder wären

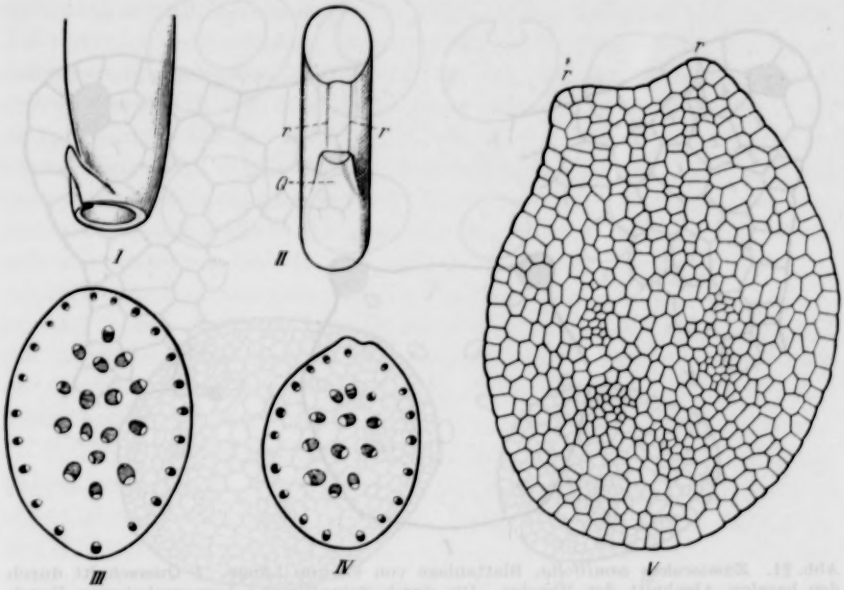


Abb. 23. *Zamioculcas zamiifolia*. *I—IV* entwickeltes Blatt. *I* Stielbasis mit Blattgrund; *II* Spreitenbasis mit Querfiederrudiment (*Q*); *III, IV* Querschnitte durch den Stiel und die Rhachis oberhalb der Querfieder. *rr* in *II* Randleisten, welche die auf eine schmale Furche beschränkte Oberseite der Rhachis begrenzen. *V* Blattanlage von 2 mm Länge, Stielquerschnitt. *rr* Scheinränder.

demnach mit den Blatträndern identisch. Die Verhältnisse glichen ganz jenen, die wir an Hand von Abb. 18 II für *Cicuta virosa* geschildert haben. Lassen sich in den Rändern wie dort auch Randzellen nachweisen?

Abb. 24 I führt den Querschnitt durch die Rhachis eines jungen, erst 6,5 mm langen Blattes vor Augen. Die Randleisten treten daran noch deutlicher hervor, als es am entwickelten Organ der Fall ist. In zellulärer Ausführung sind sie in Abb. 24 II und III wiedergegeben. Aus diesen Schnitten kann man unschwer ersehen, daß die Leisten ihre Entstehung einem auf die Tätigkeit von subepidermalen Randzellen zurückgehenden Wachstum verdanken. Die Randzellen arbeiten nach dem Peri-Antiklinal-Typus. Dabei ist es in Abb. 24 III geblieben. In

der breiteren Randleiste Abb. 24II dagegen ist auf diese Anfangsphase, wie auch sonst häufig, ein zweischneidig-segmentierendes Wachstum gefolgt, nachdem die Randzellen eine entsprechende Umgestaltung erfahren haben. Die Bifazialität der Rhachis dürfte hiernach feststehen. Stellt man sich nun in Abb. 23IV die an sich schon schmale Oberseite gänzlich unterdrückt vor, so ergibt sich die Form des Stielquerschnittes (Abb. 23III). Auch aus diesem Vergleich läßt sich also der Schluß ziehen, daß der Stiel unifazial gebaut ist.

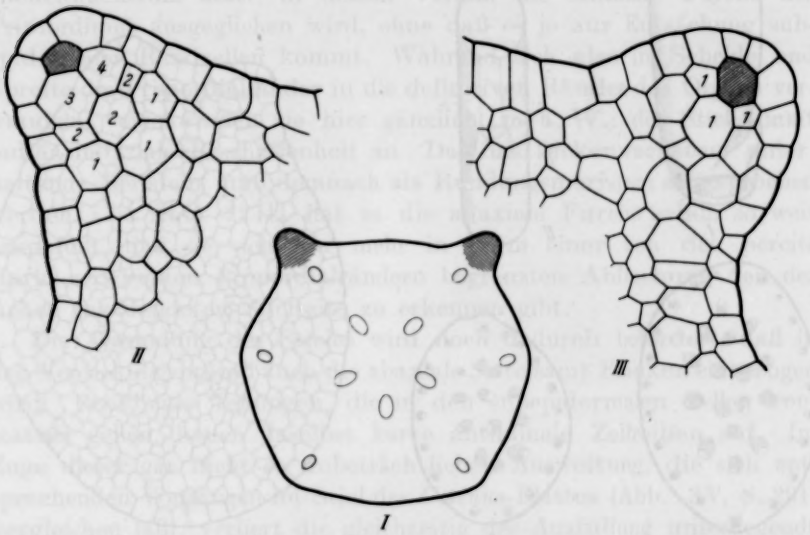


Abb. 24. *Zamioculcas zamiifolia*, Blattanlage von 6,5 mm Länge. *I* Querschnitt durch den basalen Abschnitt der Rhachis. Die durch Schraffierung hervorgehobenen Randleisten in *II* und *III* in zellulärer Ausführung wiedergegeben. Randzellen schraffiert; Segmente mit arabischen Ziffern bezeichnet.

Was die Frühentwicklung des Blattes anlangt, so herrscht im wesentlichen Übereinstimmung mit *Remusatia vivipara*. Vor allem sind die Primordien auch hier auf ihrer adaxialen Seite durchgehend gefurcht. Im Scheiden- und Spreitenbereich bleibt die Furchung weiterhin bestehen. Zudem verwandeln sich die Primordialränder in die definitiven Ränder, was gleichbedeutend ist mit der Feststellung, daß das Areal der ursprünglichen Furche zur Blattoberseite wird.

Im Stiel dagegen nimmt die Entwicklung den uns u. a. von *Cicuta virosa* und *Cryptotaenia canadensis* bekannten Verlauf. Es tritt hier nämlich frühzeitig ein Verdickungsmeristem in Funktion. Die von ihm ausgehende Neubildung von Gewebe bringt die Furchung nach und nach zum Verschwinden (Abb. 23V). Zu keiner Zeit treten ferner Randzellen in Erscheinung. Wir haben es also bei dem Ver-

dickungsmeristem mit demselben Rundungsmeristem zu tun, das wir auch sonst in unifazialen Stielen angetroffen haben.

Allium Schoenoprasum.

In Übereinstimmung mit anderen Vertretern der Gattung sind die Blätter dieser Lauchart dadurch ausgezeichnet, daß ihr Oberteil bei mangelnder Differenzierung in Stiel und Spreite als ganzer unifazial

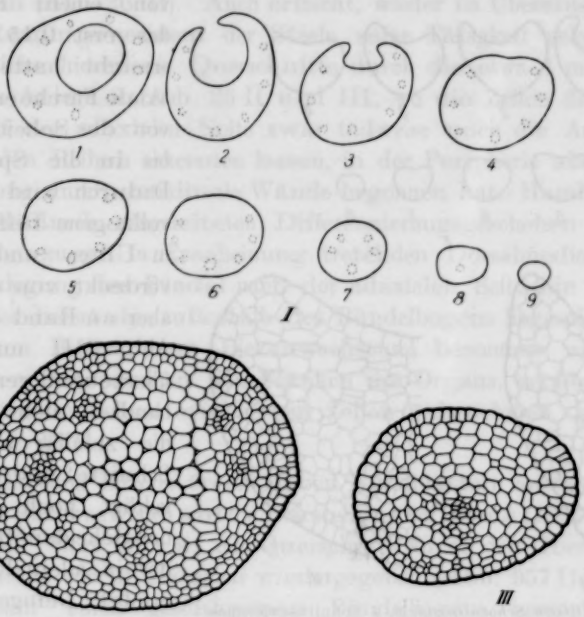


Abb. 25. *Allium Schoenoprasum. I* Schnittserie von einer 1,02 mm langen Blattanlage *II, III* Schnitte 7 und 8 in *I*.

gebaut ist. Näherhin handelt es sich um unifaziale Rundblätter, womit gesagt sein soll, daß sie auf Querschnitten, die im Bereich des Oberblattes geführt werden, eine ähnlich gerundete Form besitzen wie etwa die Blattstiele von *Remusatia vivipara*. Die Rundung erstreckt sich aber auch auf das Unterblatt, wo sie jedoch in der Geschlossenheit der Scheide begründet ist. Diese mündet in der zwischen Unter- und Oberblatt gelegenen Grenzzone in Gestalt einer zirkulären Öffnung aus, in deren Umkreis allein Randbildung auftritt.

Zur Orientierung sei auf die Querschnittsserie Abb. 25 I verwiesen, die sich auf eine Anlage von etwa 1 mm Gesamtlänge bezieht. Schnitt 1 entstammt der Scheidenregion. Die Schnitte 2 und 3 sind in dem von den Blatträndern umschlossenen Mündungsbereich des Scheidenkanals geführt. Die übrigen Schnitte, von denen 7 und 8 in Abb. 25 II

und III in detaillierter Ausführung wiedergegeben sind, gehören dem Oberblattbereich an.

Auf Grund der bei der Untersuchung unifazialer Blattstiele gewonnenen Einsichten ist zu erwarten, daß die Oberblattanlage, ihrer Unifazialität zum Trotz, auf der adaxialen Seite anfänglich gefurcht ist. Dies trifft in der Tat zu, wie die in Abb. 26 I vorgeführte, in der Region der Scheidenöffnung beginnende Schnittserie dartut. Sie stammt von einem Primordium, das erst 0,15 mm Länge erreicht hatte. Die adaxiale Furche erstreckt sich von der Scheide aufwärts bis in die Spitzenregion. Dadurch wird die bereits vollzogene Differenzierung in Unter- und Oberblatt verdeckt, von der wir uns aber an Hand der Figuren Abb. 26 II und III zu überzeugen vermögen. Es handelt sich dabei um die zelullär ausgeführten Schnitte 2 und 3. Abb. 26 II gehört noch der Region der Scheidenöffnung an, in der ja allein Randbildung erfolgt. Demgemäß müßte auf dem Schnitt eine Randzelle getroffen sein. Es fällt auch nicht schwer, diese aufzufinden. Sie hat bei zweischneidiger Teilungsform zudem schon drei Segmente gebildet. In dieser Tätigkeit hätte sie wohl bald die sie überlagernde Zelle abgelöst, womit das Randwachstum vom Mesophyll auf die Epidermis übergegangen wäre.

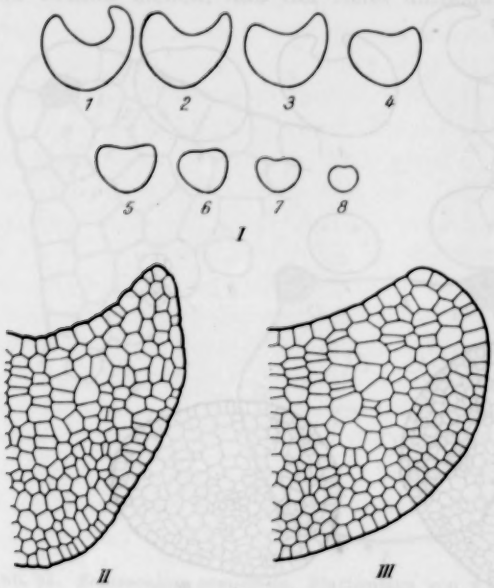


Abb. 26. *Allium Schoenoprasum*. *I* Schnittserie eines 0,15 mm langen Primordiums. *II*, *III* Schnitt 2 und 3 in *I*, *II* aus Region der Scheidenöffnung und *III* aus Oberblattbereich.

Schon an der Basis des Oberblattes und ebenso in dessen höheren Teilen vermissen wir dagegen Abb. 26 III zufolge jegliche Randzellen, was nicht verwunderlich ist, wenn wir bedenken, daß dieser Blattabschnitt, mag er sich auf dem Jugendstadium auch gefurcht darbieten, unifazialen Bau aufweist.

Natürlich erfährt das Blatt, zumal in seinem unifazialen Oberteil, auch eine Dickenentwicklung. Roth (1949, S. 325), die das ganz ähnlich sich verhaltende *Allium Cepa* daraufhin untersucht hat, spricht von einem Ventralmeristem, wie sie der Anlage überhaupt Bifazialität

zuschreibt. Sie hat sich aber auch dabei durch die Blatträndер und eine Oberseite nur vortäuschende Furchung irreführen lassen. Was sie als Ventralmeristem ansieht, muß nach der hier eingeführten Terminologie als Rundungsmeristem bezeichnet werden. Als solches entspricht es bis in die Einzelheiten seiner Ausbildung hinein dem Verdickungsmeristem der unifazialen Blattstiele, etwa demjenigen, das wir in den Blattstielen von *Cicuta* oder *Cryptotaenia* (S. 313) angetroffen haben (Abb. 26III). Auch erlischt, wieder in Übereinstimmung mit dem Rundungsmeristem der Stiele, seine Tätigkeit relativ früh. Man vergleiche hierzu die Querschnitte durch die etwa 1 mm Länge aufweisende Anlage in Abb. 25 II und III, wo die Zellen des Grundgewebes auf der adaxialen Seite zwar teilweise noch die Anordnung in antiklinalen Reihen erkennen lassen, in der Peripherie aber bereits ihre Zerlegung durch antiklinale Wände begonnen hat. Hand in Hand mit dem hierdurch eingeleiteten Differenzierungsgeschehen schreitet die von dem zuerst in Erscheinung tretenden Dorsalmedianus ausgehende Anlegung der Bündel nach der adaxialen Seite hin fort.

Auch hier liefert das außerhalb des Bündelbogens liegende Grundgewebe einen Beitrag zum Dickenwachstum, besonders wieder auf der abaxialen Seite und an den Flanken des Organs, wo überall man kurze Reihen antiklinal orientierter Zellen wahrnehmen kann (Abbildung 25II, III).

In der Gattung *Allium* treten neben Rundblättern auch unifaziale Flachblätter auf, weswegen auf die Darstellung bei Troll (1939, S. 1181) verwiesen sei. Dort ist u.a. ein Querschnitt durch den Oberteil eines adulten Blattes von *A. senescens* wiedergegeben (Abb. 957I). In dem Vorhandensein eines geschlossenen Bündelbogens herrscht Übereinstimmung mit *A. Cepa* und *A. Schoenoprasum*. Nur paßt sich dieser, abgeplattet wie er ist, der Querschnittsform des Oberblattes an, dem er angehört. Das Verständnis dieser abweichenden Verhältnisse bereitet jetzt keine Schwierigkeiten mehr. Man braucht sich an Hand von Abb. 26III nur vorzustellen, daß das Rundungsmeristem seine Tätigkeit früh einstellt und daß das Organ in dieser Form in den Dauerzustand übergeht, so wird sich, falls die Bündelanlegung gleichwohl auf die adaxiale Seite übergreift, ein unifaziales Flachblatt vom Muster desjenigen ergeben, das wir bei *A. senescens* antreffen.

Dritter Teil.

Applanat- und sulkat-unifaziale Blattstiele.

Mit dem Hinweis auf die unifazialen Flachblätter von *Allium*-Arten haben wir auch bereits das Verständnis entsprechender Erscheinungen an Blattstielen vorbereitet. Das Phänomen als solches wurde

von Troll schon früher (1939, S. 1209) ausführlich behandelt. Sind solche Stiele auf der adaxialen Seite bloß abgeplattet, so wollen wir von *applanat-unifazialer* Ausbildung sprechen. Wo sich dagegen anstelle der Abflachung eine furchen- oder rinnenartige Vertiefung vorfindet, soll von *sulkat-unifazialer* Beschaffenheit die Rede sein. Beispiele für die zuletzt genannte Stielform liefern namentlich die Araceen in großer Zahl. Von Dikotylen kommen u. a. die *Caltha*-Arten der Sektion Psychrophilae in Betracht, während bei *Caltha palustris* und den ihr näher verwandten Arten (Sektion Eucaltha, = Sektion Populago) die Stiele auf der adaxialen Seite bloß abgeflacht sind. Schrödinger hat für das hier in Rede stehende Phänomen den Begriff der „sekundären Abflachung" eingeführt. Diese Stiele hätten sich nach ihm „nachträglich auf ihrer Ventralseite wieder abgeflacht". Man sollte hiernach annehmen, daß ihre Entwicklungsgeschichte mit einem gerundeten Anfangszustand beginnt, der dann im Verlauf des weiteren Bildungsganges zugunsten einer mehr oder minder stark abgeflachten Gestalt verlassen würde. Nach allem, was wir im bisherigen Gang der Darstellung über die Entwicklungsgeschichte unifazialer Stiele erfahren haben, kann diese Auffassung aber nicht zutreffen. Es verhält sich vielmehr gerade umgekehrt: die *vollrunden* Stiele sind anfangs abgeflacht und gewinnen ihre spätere gerundete Form erst im Verlauf ihres Dickenwachstums. So liegt es nahe, anzunehmen, daß die applanat- und sulkat-unifazialen Stiele die für sie charakteristische Querschnittsform nicht einem nachträglichen Abflachungsprozeß, sondern dem Festhalten an der primären Abflachung verdanken. Verantwortlich zu machen ist dafür aller Wahrscheinlichkeit nach das Rundungsmeristem. Denn auf dessen Tätigkeit beruht ja die Abrundung, welche die teret-unifazialen Stiele im Fortgang ihrer Entwicklung erfahren. Gesetzt dieser Prozeß werde nicht oder nur unvollständig zu Ende geführt, so müßte das Ergebnis eine Stielform von applanatem oder sulkatem Charakter sein. Die hier zuletzt aufgeworfene Frage wird im Zentrum der nachfolgenden Erörterungen stehen.

1. Araceen.

Auf die Unifazialität der einschlägigen Stielformen kann vielfach zwingend schon aus dem Randverlauf im Übergangsbereich von Stiel und Spreite geschlossen werden. Es sei nur *ein* Fall dieser Art angeführt, nämlich *Helicodiceros muscivorus*, wo sich besonders die Untersuchung der Primärblattform aufschlußreich gestaltet (Troll 1939, S. 1211). Bei flüchtiger Betrachtung von Abb. 27 I sieht es aus, als würden sich die Spreitenränder abwärts in die gerundeten Kanten des Stieles fortsetzen. Genaueres Zusehen belehrt uns jedoch darüber, daß sie auf die adaxiale Seite des Blattes übertreten, wo sie sich einander

abwärts nähern und bei *0* miteinander vereinigen. Auf einem durch die Spreitenbasis geführten Querschnitt (Abb. 27 II) erscheinen sie als minutöse Erhebungen auf der Innenseite der vom Stiel her in die Lamina hineinreichenden Rinne, während die Stielkanten auf die Spreitenunterseite übergreifen, um sich dort zu verlieren. Im Grunde herrscht also Übereinstimmung mit dem Blattbau des ebenfalls zu den

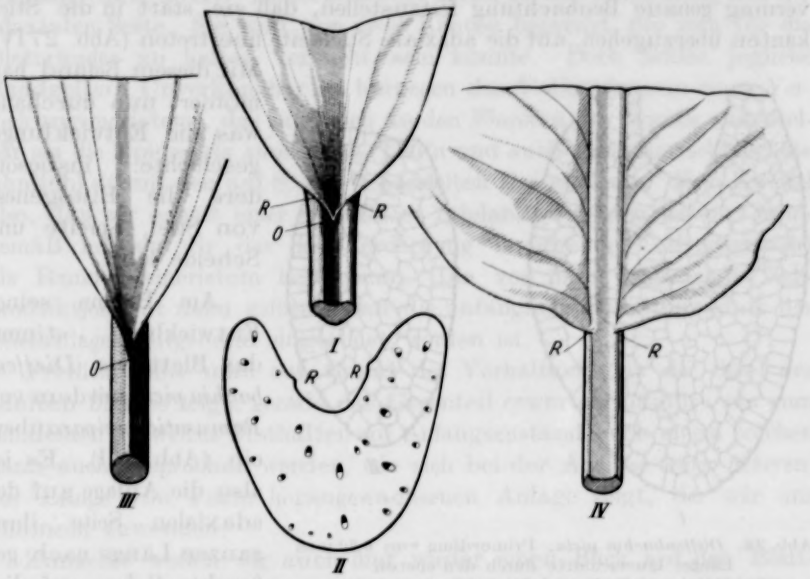
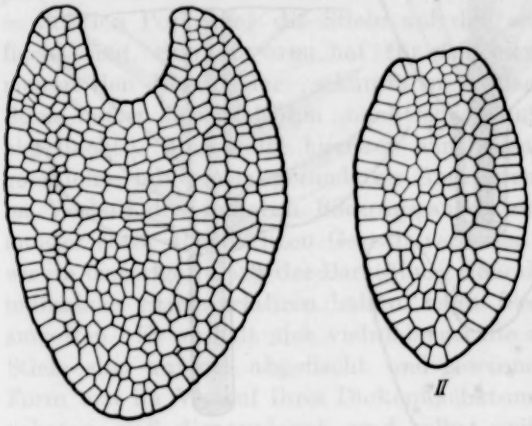


Abb. 27. *I, II Helicodiceros muscivorus*, Primärblatt. *I* Spreitenbasis mit Stielende; *II* Querschnitt durch die Übergangsregion zwischen Stiel und Spreite. *III, IV Orontium aquaticum* und *Dieffenbachia picta*, Übergangsregion zwischen Stiel und Spreite eines Laubblattes. *R* die in die adaxiale Stielfurche übertretenden Spreitenränder, *O* deren Vereinigungspunkt.

Araceen gehörenden *Orontium aquaticum* (Abb. 27 III). Man braucht sich nur vorzustellen, daß der Stiel bei demselben unifazialen Bau, statt allseits gerundet zu sein, auf der adaxialen Seite eine Furchung aufweist, so nimmt die Spreitenbasis die Gestalt an, die ihr bei *Helicodiceros* eignet.

Von hier aus ist nur ein Schritt zu dem Verhalten weiterer Araceen, u. a. von *Monstera deliciosa*, *Schismatoglottis pulchra* und *Anthurium Hookeri* (Troll 1939, S. 1211). Als Beispiel diene uns *Dieffenbachia picta* (Abb. 27 IV). Die adaxiale Furche des Stieles wird hier durch scharfe Kanten begrenzt, so daß mehr noch als bei *Helicodiceros* der Eindruck bifazialen Baues entsteht. Zudem scheinen die Kanten kontinuierlich in die Spreitenränder überzugehen. Aber schon die Gestaltung der Blattscheide, deren Flügel oben kapuzenartig miteinander verbunden sind, läßt sich mit einer solchen Auffassung

kaum vereinbaren. Die eindringende Analyse bestätigt denn auch, daß es sich um eine durch adaxiale Furchung modifizierte Unifazialität handelt. Dieselbe Einsicht ergibt sich aus dem Vergleich mit *Helicodiceros*, wenn wir uns vorstellen, daß die dort in rudimentärer Form noch nachweisbaren Spreitenränder der adaxialen Stielseite völlig unterdrückt werden. Nur außen sind sie auch hier vorhanden. Dort vermag genaue Beobachtung festzustellen, daß sie, statt in die Stielkanten überzugehen, auf die adaxiale Stielseite übertreten (Abb. 27IV). Mit diesem Befund harmoniert nun durchaus, was die Entwicklungsgeschichte, insbesondere die Histogenese von Stiel, Spreite und Scheide lehrt.



I *II*

Abb. 28. *Dieffenbachia picta*, Primordium von 0,29 mm Länge. Querschnitte durch den oberen Scheidenbereich (*I*) und die Stielanlage (*II*).

Am Beginn seiner Entwicklung stimmt das Blatt von *Dieffenbachia picta* mit dem von *Remusatia vivipara* überein (Abb. 21I). Es ist also die Anlage auf der adaxialen Seite ihrer ganzen Länge nach gefurcht. Schon auf diesem Stadium bahnt sich die Differenzierung in Scheide, Stiel und Spreite an, welch letztere an einem 0,29 mm langen Primordium zusammen mit dem Stiel allerdings erst 0,13 mm mißt. Im Fortgang der Entwicklung kehrt sich das Verhältnis aber bald um, hauptsächlich des starken Wachstums der Spreite wegen, während sich die Stielverlängerung noch verzögert. Alles in allem gleicht der Verlauf der Blattentwicklung demjenigen der *Remusatia*-Blätter (S. 315).

Was nun die Histogenese des Blattes anlangt, so soll sie uns wiederum im Hinblick auf die Frage interessieren, ob sie dem Nachweis der Stielunifazialität dienstbar gemacht werden kann. Wir betrachten daraufhin zunächst eine 0,29 mm lange Blattanlage. Von ihr stammen die beiden Querschnitte in Abb. 28, von denen I im oberen Scheiden- und II im Stielbereich geführt ist. An der Bifazialität der Scheide kann nicht gezweifelt werden, vor allem deshalb nicht, weil in ihren flügelartigen Seitenteilen ausgeprägte subepidermale Randinitialen vorhanden sind, die nach dem Prinzip zweischneidiger Segmentierung arbeiten. In der von den Scheidenflügeln umschlossenen Furche haben wir es also

mit der morphologischen Oberseite zu tun. Somit stellt das Verdickungsgewebe, das hier von der subepidermalen Zellschicht aus einwärts tätig ist, ein Ventralmeristem dar.

Der Stiel besitzt an einem solchen Primordium, entsprechend der Rückständigkeit des gesamten Oberblattes, noch relativ geringen Umfang (Abb. 28 II). Bemerkenswert daran ist die Abflachung auf der adaxialen Seite. Sie wird von zwei Kanten begrenzt, die man für die Blattränder zu halten versucht sein könnte. Doch fehlen jegliche Randzellen. Unverkennbar ist hingegen das Vorhandensein eines Verdickungsmeristems, das sich auch an den Flanken des Organs unmittelbar an die Epidermis anschließt. Darin und auch sonst herrscht größte Ähnlichkeit mit den auf S. 308 behandelten Umbelliferen. Kein Zweifel also, daß wir es mit einer unifazialen Stielanlage zu tun haben. Demgemäß müssen wir das die Verdickung besorgende Teilungsgewebe als Rundungsmeristem bezeichnen. Die von ihm ausgehende Zellproduktion hat dazu geführt, daß die anfängliche Furchung auch der Stielanlage weitgehend eingeebnet worden ist.

Freilich sollte man auf Grund des Verhaltens, das der Stiel des adulten Blattes zeigt, gerade das Gegenteil erwarten, nämlich ein zum mindesten teilweises Festhalten am Anfangszustand. Von einem solchen kann auch gesprochen werden, wie sich bei der Analyse einer älteren, zur Länge von 4 mm herangewachsenen Anlage zeigt, der wir uns nunmehr zuwenden.

Zunächst wollen wir auch hier wieder einen Blick auf den Blattgrund werfen (Abb. 29 I). In seinem Bereich hat das auf Stadium Abb. 28 I bereits eingeleitete Randwachstum der Scheidenflügel seinen Fortgang genommen, wobei es von den subepidermalen Initialen, die zuletzt nach dem einschneidigen Modus segmentiert hatten, auf epidermale Randzellen übergegangen ist, wie es an Blattscheiden, zumal auch bei den Araceen, weithin der Fall ist. Auch die vom Ventralmeristem eingeleitete Dickenentwicklung hat Fortschritte gemacht.

Einen ähnlichen Bau weist das Spreitenprimordium auf (Abb. 29 III). In seinem Bereich treten an die Stelle der Scheiden- die Spreitenflügel, die sich ebenfalls auf Grund marginalen Wachstums verbreitern, indes der Rippenteil mittels eines ventralen Verdickungsmeristems heranwächst.

Wie ist es schließlich um den Stiel bestellt? Dem jüngeren Stadium Abb. 28 II gegenüber hat er eine beträchtliche Ausweitung erfahren (Abb. 29 II). Sie ist in der Hauptsache auf die Aktivität des Rundungsmeristems zurückzuführen, das dabei selbst eine merkliche Verbreiterung erfahren hat. Während es in Abb. 28 II nur aus 5 antiklinalen Zellreihen besteht, umfaßt es in Abb. 29 II deren 21. Hinzu kommt eine gesteigerte Aktivität an den Flanken, auf die es zurückzuführen ist,

wenn die beiden in Abb. 28II die adaxiale Abflachung begrenzenden Kanten sich leistenartig erhoben haben. Die Verhältnisse erinnern

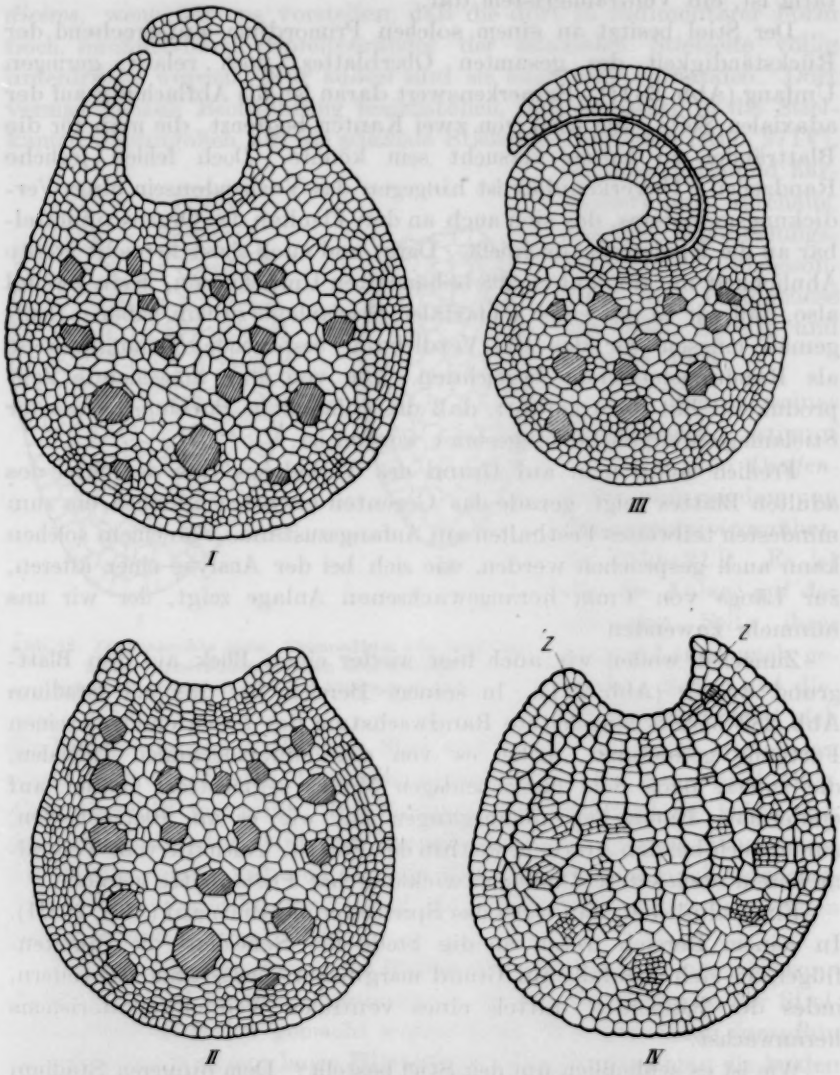


Abb. 29. *I—III Dieffenbachia picta*, Blattanlage von 4 mm Länge. Querschnitte durch die Scheide *I*, den Stiel (*II*) und die Lamina (*III*). Schraffierte Bereiche: Bündelanlagen. *IV Calla palustris*, Querschnitt durch die Stielzone einer älteren Blattanlage (nach Roth). Sonstige Erklärungen im Text.

an entsprechende Querschnitte durch den Blattstiel von *Cicuta* (Abb. 18IV, S. 312), nur daß dort am Ende eine Abrundung zustande kommt, während hier bei verminderter Tätigkeit des Verdickungs-

meristems in der medianen Region der Stiel auch im adulten Zustand seine Furchung beibehält.

Bei oberflächlicher Beurteilung des Schnittbildes könnte man zu der Auffassung neigen, daß in den Stielkanten Randinitialen vorhanden seien. Die betreffenden Zellen täuschen aber solche nur vor. Sie weisen nämlich nicht die für Randzellen charakteristischen Teilungsfolgen auf. Vielmehr teilen sie sich, bezogen auf die adaxiale Abflachung, ausschließlich periklinal. Wir haben es in ihnen also mit den flankenständigen Zellen des Rundungsmeristems zu tun.

Andere Araceen stimmen hierin mit *Dieffenbachia picta* vollkommen überein, so u. a. *Calla palustris*, von der Roth (1949, S. 328) einen „an der Grenze von Scheide und Spreite", also in Höhe der Stielanlage geführten Querschnitt durch ein junges Blatt etwa desselben Entwicklungsstadiums abbildet (Abb. 29 IV). Doch hat sie sich auch hier täuschen lassen und, statt kritische Überlegungen einzuschalten, das Areal der adaxialen Furche und das in ihren Bereich fallende Meristem obenhin als Ventralseite bzw. als Ventralmeristem angesprochen (a. a. O., S. 314). Der Schnitt läßt aber gar keinen Zweifel darüber, daß die von ihr als Blatträndер angesehenen Kanten Scheinränder sind, jenen vergleichbar, die wir bei *Dieffenbachia picta* angetroffen haben. Demgemäß tragen die in Abb. 29 IV mit *Z* bezeichneten Zellen, die Roth offenbar mit Marginalzellen verwechselt hat, ebensowenig Randzellcharakter wie die entsprechenden Elemente des Stielprimordiums etwa von *Remusatia* oder *Cicuta*, m. a. W.: der Stiel wird nicht bifazial, sondern unifazial angelegt.

Zur Verdickung des Stieles sowohl wie der axialen Teile von Scheide und Spreite trägt in Übereinstimmung mit *Remusatia vivipara* und, wie schon Deinega (1898) gefunden hat, auch anderer Araceen ein sich über die gesamte abaxiale Blattseite erstreckende Zellvermehrung bei. Sie erfolgt in der Hauptsache periklinal und führt deshalb ebenfalls zum Aufbau antiklinal orientierter, freilich relativ kurzer Zellreihen (Abb. 29 I—III). Außerdem beobachtet man im gesamten zentralen Grundgewebe lebhafte Teilungen; sie weisen keine bestimmte Richtung auf und bewirken deshalb eine allseitige Stielverdickung, die aber keine größeren Beträge erreichen dürfte.

Hier ist auch der Ort, die Interpretation zu berichtigen, die Troll (1939, S. 1212) der Stielform des *Zamioculcas*-Blattes hat angedeihen lassen. Damals war allerdings die Frühentwicklung unifazialer Blattstrukturen noch nicht oder doch nur sehr dürftig bekannt. Namentlich fehlte noch die Einsicht in die Tatsache, daß nicht nur die bifazialen, sondern auch sämtliche unifazialen Stiele in abgeflachter Form beginnen. Da Troll nun an den Blattprimordien von *Zamioculcas* eine sich über deren gesamte Länge erstreckende adaxiale Furche

vorgefunden hatte, die Stiele andererseits später in gerundeter Form sich darbieten, so glaubte er einen Fall von nachträglicher Rückkehr eines abgeflacht-unifazialen Stieles zu gerundeter Querschnittsform vor sich zu haben. Diese Auffassung muß jetzt aufgegeben werden, wo sich gezeigt hat, daß die primäre Abflachung ein allgemeiner Charakter unifazialer Blattstiele ist.

2. *Caltha*.

Der Blattgestaltung der *Caltha*-Arten hat sich erstmals Schrödinger (1914) angenommen. Interessant sind insbesondere die durch die Diplophyllie ihrer Spreiten ausgezeichneten Vertreter der Sektion Psychrophilae, worüber man die auf Schrödinger fußende Darstellung bei Troll (1931, S. 371 und 1939, S. 1740) vergleiche.

Hier haben wir unsere Aufmerksamkeit auf den Blattstielbau zu konzentrieren, dessen Unifazialität seit Schrödinger als erwiesen gelten kann[1]. Und zwar handelt es sich um applanat- bzw. sulkat-unifaziale Blattstiele. In der Sektion Psychrophilae kommt zu dieser Modifikation noch eine Reduktion des Bündelsystems, die in solchem Ausmaß von unifazialen Stielen bisher nicht bekanntgeworden ist. Abermals kann es bei diesem Hinweis sein Bewenden haben, denn auch hierüber hat sich Troll (1939, S. 1212f.) zusammenfassend geäußert.

Offen dagegen ist noch die Frage, wie die Unifazialität des Stieles mit seiner Furchung und der teilweise bifazialen Bau vortäuschenden Ausbildung des Leitsystems in Einklang zu bringen ist. Antwort erteilt auch hier die um histogenetische Untersuchungen erweiterte Entwicklungsgeschichte, bei deren Schilderung wir uns allerdings auf *C. palustris* beschränken müssen, da von den Arten der Sektion Psychrophilae geeignetes Material nicht zugänglich war. Doch bereitet ihr Blattstielbau, wenn er auf die an *C. palustris* erzielten Befunde bezogen wird, dem Verständnis auch so kaum mehr Schwierigkeiten.

Was die Gestaltung der Blattanlagen betrifft, so werden wir auf Grund der bisherigen Untersuchungsergebnisse von vornherein erwarten dürfen, daß sie am Anfang durchgehend gefurcht sind. Die Bestätigung für diese Vermutung liefert die Querschnittsserie Abb. 30I. Sie stammt von einem Primordium, das erst 0,01 mm Länge erreicht hatte. Auf diesem Stadium ist der später manschettenartig die Achse

[1] Roth (1949, S. 302) meint zwar, bei der gleich *C. palustris* zur Sektion Eucaltha gehörenden *C. leptosepala* sei der Blattstiel seiner ganzen Länge nach bifazial. Es sollen sich nämlich seine Ränder direkt in die Spreitenränder fortsetzen. Hinter diese Angabe möchten wir bei der Einheitlichkeit, die die zur Sektion Eucaltha zusammengefaßten Arten sonst auszeichnet, ein großes Fragezeichen setzen. Wir werden hierin bestärkt durch den einschränkenden Hinweis Roths, es seien auf der „Ventralseite" des Stieles „allerdings mehrere inverse Bündel" vorhanden.

umschließende Blattgrund noch offen, ganz zu schweigen davon, daß er auch noch der Ochrea entbehrt.

Stark fortgeschritten ist die morphologische Differenzierung demgegenüber an einer Blattanlage von 0,37 mm Länge (Abb. 30 II). Vor allem hat sich der Blattgrund zur Röhre geschlossen. Außerdem ist

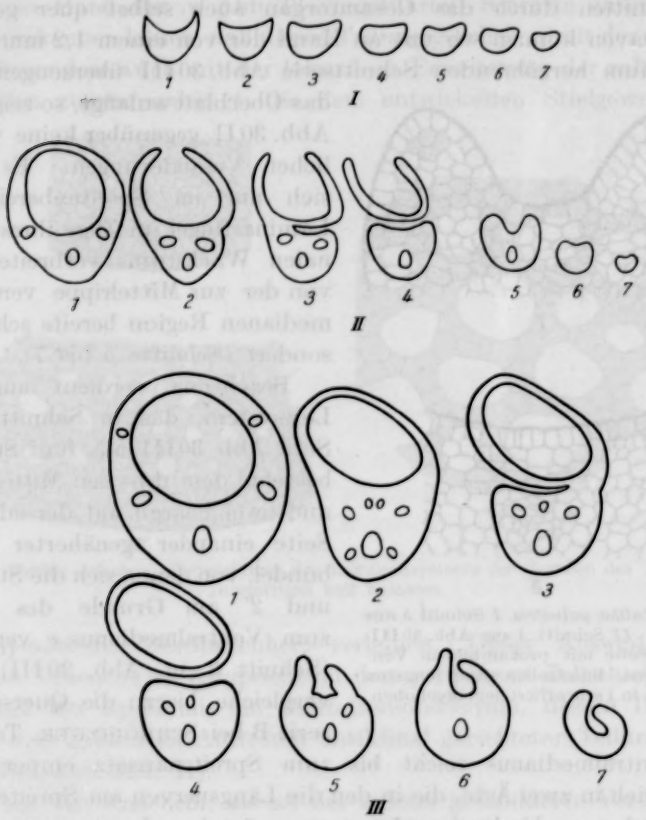
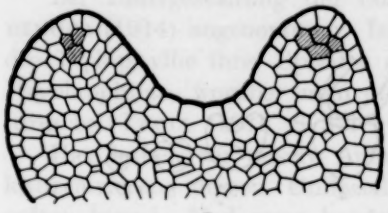


Abb. 30. *Caltha palustris*, Querschnittsserien von Blattanlagen. *I* 0,01 mm, *II* 0,37 mm und *III* 1,20 mm Länge.

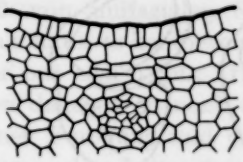
aus seinem freien Rand die Ochrea hervorgewachsen. Mit ihrem Auftreten wird insbesondere auch die Grenze zwischen Unter- und Oberblatt deutlich, welch letzteres in der Serie in den Schnitten 3 bis 7 getroffen ist. Davon entsprechen die Schnitte 3 und 4 der bereits angelegten Stielzone, während in den Schnitten 5 bis 7 Querschnitte durch das Spreitenprimordium vorliegen. Dieses gibt sich als solches an den nach dem Peri-Antiklinal-Typus arbeitenden subepidermalen Randzellen zu erkennen, wozu man die zellulär ausgeführte Wiedergabe von Schnitt 5 in Abb. 31 I vergleiche. In der Stielanlage fehlen solche

Initialen. Auf die bildliche Wiedergabe können wir verzichten, da die Verhältnisse ganz denen gleichen, die wir anderwärts angetroffen haben. Es sei etwa auf *Stephania hernandifolia* zurückverwiesen (S. 299).

In dieser Form erfährt das junge Blatt seine weitere Ausgestaltung, in deren Verlauf sich die Ochrea aufrichtet, so daß sie nunmehr auf Querschnitten durch das Gesamtorgan auch selbst quer getroffen wird. Davon können wir uns an Hand der von einem 1,2 mm langen Primordium herrührenden Schnittserie Abb. 30III überzeugen. Was das Oberblatt anlangt, so zeigt diese Abb. 30II gegenüber keine wesentlichen Veränderungen. Es haben sich nur im Spreitenbereich die Laminarflügel im Zuge ihres marginalen Wachstums verbreitert und von der zur Mittelrippe verdickten medianen Region bereits scharf gesondert (Schnitte 5 bis 7).



I



II

Abb. 31. *Caltha palustris*. *I* Schnitt 5 aus Abb. 30II. *II* Schnitt 4 aus Abb. 30III, adaxiale Seite mit prokambialem Ventralmedianus. Randzellen samt jüngsten Segmenten in I schraffiert hervorgehoben.

Beachtung verdient auch das Leitsystem, das in Schnitt 2 der Serie Abb. 30III aus fünf Strängen besteht, dem dorsalen Mittelnerven und zwei Paaren auf der adaxialen Seite einander genäherter Seitenbündel, von denen sich die Stränge *2* und *2'* am Grunde des Stieles zum Ventralmedianus *v* vereinigen (Schnitt 3 in Abb. 30III). Man vergleiche hierzu die Querschnittsserie B bei Schrödinger, Tafel VI. Der Ventralmedianus reicht bis zum Spreitenansatz empor. Dort teilt er sich in zwei Äste, die in den die Längsnerven am Spreitengrund miteinander verbindenden Anastomosegürtel aufgenommen werden (M bei Schrödinger, Tafel V).

Relativ bald kommt das Dickenwachstum des Stieles zum Abschluß. Die Tätigkeit des Rundungsmeristems beschränkt sich auf die dem Stadium Abb. 30III vorausgehende Entwicklungszeit. Das kann man aus Abb. 31II entnehmen, in der die adaxiale Stielseite von Schnitt 4 in Abb. 30III in zellulärer Ausführung dargeboten ist. Zwar sind verschiedentlich noch antiklinale Zellreihen nachweisbar. Die seriale Anordnung ist aber durch gehäufte antiklinale Teilungen schon stark verwischt. Diese frühzeitige Sistierung des Verdickungsprozesses ist natürlich der Grund dafür, daß der Stiel die anfängliche Furchung in Form seiner adaxialen Abflachung dauernd beibehält.

Die starke Dickenzunahme, die er samt den in seine Verlängerung fallenden axialen Teilen von Blattgrund und Spreite im Verlauf seines Wachstums dennoch erfährt, beruht darauf, daß das Grundgewebe im halbmeristematischen Zustand verharrt. Von den lebhaften Zellteilungen, die in ihm nach allen Richtungen hin stattfinden, können wir uns an Hand der in Abb. 32 vorgeführten Schnitte unterrichten, die auch erkennen lassen, daß dieses Teilungsgeschehen mit der Bildung und insbesondere auch mit der lakunösen Erweiterung der zahlreichen Interstitien zusammenhängt, die dem entwickelten Stielgewebe eine

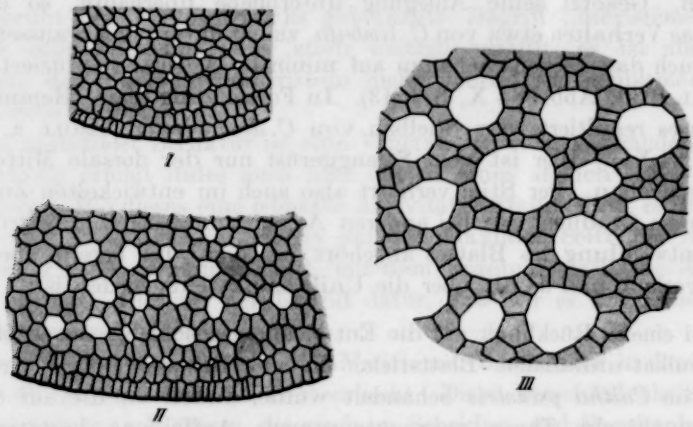


Abb. 32. *Caltha palustris*, Entwicklung des Lakunensystems im Gewebe des Blattstieles Interstitien hell belassen.

aërenchymatische Beschaffenheit verleihen. Dieser Ausweitung des zentralen Parenchyms entspricht in den peripheren Zellschichten mit Einschluß der Epidermis ein Dilatationswachstum, dessen Intensität sich in dem gehäuften Auftreten antiklinal gerichteter Teilungswände bekundet (Abb. 32 I, II).

Es hat den Anschein, als sei der zuletzt geschilderte Verdickungsvorgang in seinem Ausmaß stark von äußeren Faktoren beeinflußbar. So erklärt sich vielleicht eine von Troll (1939, S. 1214 Anm.) erwähnte eigenartige Modifikation der Stielbildung. Sie trat an Exemplaren auf, die submers in einem stark strömenden Gewässer gewachsen waren. Die Stiele der flutenden Blätter waren bei sonst dem der Luftblätter gleichenden Bau stark transversal abgeplattet. Doch handelt es sich nicht so sehr um eine Verbreiterung als darum, daß die Dickenentwicklung erheblich gehemmt war. Es scheint also, daß diesem Vorgang, namentlich soweit er auf der Tätigkeit des Rundungsmeristems beruht, die Bedingungen des submersen Lebens ungünstig sind.

Von *C. palustris* unterscheiden sich die zur *Sektion Psychrophilae* zusammengefaßten Arten durch die von einer Reduktion des Strang-

gerüstes begleitete stärkere Stielabflachung (Troll 1939, S. 1213 ff.). Diese dürfte auf eine mehr oder minder vollständige Unterdrückung des Rundungsprozesses zurückgehen, von der auch die Anlegung der auf der adaxialen Stielseite gelegenen Bündel betroffen wird. Wir können uns hierbei auf *C. palustris* beziehen. Anfänglich verfügen die Stielprimordien bei ihr nur über den Dorsalmedianus. Von den lateralen Bündeln treten Schnitt 4 der Serie Abb. 30 II zufolge zuerst die Stränge *1* und *1'* auf. Am längsten läßt die Entstehung des den Lateralsträngen *2* und *2'* entsprechenden Ventralmedianus auf sich warten. Gesetzt seine Anlegung unterbliebe überhaupt, so ergäbe sich das Verhalten etwa von *C. limbata*, zumal unter der Voraussetzung, daß auch das Dickenwachstum auf minimale Ausmaße reduziert wäre (Troll 1939, Abb. 984 X, S. 1213). In Fortsetzung dieses Hemmungsprozesses resultierte der Stielbau von *C. dionaeifolia* (Troll a. a. O., Abb. 984 XI). Hier ist vom Stranggerüst nur der dorsale Mittelnerv übriggeblieben. Der Stiel verharrt also auch im entwickelten Zustand auf einem Stadium, das bei anderen Arten, zumal bei *C. palustris*, der Frühentwicklung des Blattes angehört, auf dem aber bereits über den Randverlauf und damit über die Unifazialität entschieden ist.

Bei einem Rückblick auf die Entwicklungsgeschichte der applanat- und sulkat-unifazialen Blattstiele, die am Beispiel einiger Araceen und von *Caltha palustris* behandelt wurde, finden wir die auf S. 324 als heuristische These vorweggenommene Auffassung bestätigt, es komme die Entstehung der abgeflachten Querschnittsform einem Hemmungsprozeß gleich. Und zwar handelt es sich darum, daß das Verdickungsmeristem, das sonst bis zur vollendeten Abrundung des Stieles in Aktion bleibt, seine Tätigkeit vorzeitig einstellt.

Kurze Zusammenfassung.

Als allgemeinsten Befund haben wir die Erkenntnis gewonnen, daß *die unifazialen Blattstrukturen, also auch die unifazialen Stiele, durchweg in abgeflachter Form angelegt* werden. Zu diesem frühen Zeitpunkt ist eine morphologische Differenzierung in dem Sinne, wie sie das Blatt später, zumal im entwickelten Zustand, aufweist, noch nicht eingetreten. Insbesondere ist auch der spätere Randverlauf noch nicht festgelegt. Die Ränder des Primordiums können somit wohl zu den definitiven Blatträndern werden; in unifazialen Blattabschnitten ist dies jedoch nicht der Fall, im Gegenteil: hier kommt es weiterhin überhaupt zu keiner Randentwicklung. Für diese ist das Auftreten subepidermaler Randzellen maßgebend. Deren Bildung unterbleibt bei Unifazialität. *Der fundamentale Irrtum in* Roths *Darlegungen besteht darin, daß die primordialen Randbildungen ausnahmslos mit den Rändern des entwickelten Organs identifiziert werden.*

Von entscheidender Bedeutung für die sachgerechte Auffassung der obwaltenden Verhältnisse ist die Analyse der im axialen Bereich des Blattes vonstatten gehenden *Dickenentwicklung*. Diese erfolgt auf Grund der Tätigkeit eines besonderen *Verdickungsmeristems*. Als *Ventralmeristem* wird das Verdickungsmeristem bei bifazialen Blättern bzw. Blattabschnitten bezeichnet. Es findet sich dort (und das ist der Grund für seine Benennung) auf der von den beiden Rändern begrenzten Ventralseite der Anlage vor. In dem von ihm produzierten Gewebe entsteht vielfach primordiales Leitgewebe, sei es in Form einzelner Bündel oder eines geschlossenen Komplexes. Darauf beruht der von Bouygues gebrauchte Begriff „meristème vasculaire supplémentaire", der auch weithin zutrifft; es ist aber zu betonen, daß das Ventralmeristem nicht überall ein supplementäres Leitgewebe ausbildet.

Bei unifazialer Struktur ist eine Ventralseite nicht vorhanden. Die Verdickung erfolgt indes auch hier mittels eines ähnlich arbeitenden Meristems. Wo dieses eine lebhafte Aktivität entfaltet, füllt es im Verlauf seiner Tätigkeit die anfangs auf der adaxialen Seite der Anlage gelegene Furche zunehmend aus, mit dem Ergebnis, daß eine Abrundung eintritt. Dies ist der Grund dafür, daß wir es als *Rundungsmeristem* angesprochen haben.

Teilweise weichen die beiderlei Meristeme voneinander in dem Zeitpunkt ab, zu dem ihre Aktivität erlischt. Diese Verschiedenheit zeigt sich besonders an Blättern, die auch im Scheiden- und Spreitenbereich stärker in die Dicke wachsen. Da es sich hierbei um bifaziale Blattabschnitte handelt, wird das Dickenwachstum in ihnen von einem Ventralmeristem besorgt, während der Stiel, unifaziale Struktur vorausgesetzt, seine Verdickung einem Rundungsmeristem verdankt. Dessen Aktivität findet ihren Abschluß schon zu einem erheblich früheren Zeitpunkt als die Tätigkeit des in den angrenzenden bifazialen Blattabschnitten sich betätigenden Ventralmeristems. Zu dieser Zeit ist auch bereits über die spätere Gestalt des Stieles entschieden. Bemerkenswert ist noch, daß hier die dem adaxialen Bereich der Anlage angehörenden Bündel, namentlich der Ventralmedianus, erst entstehen, nachdem das Rundungsmeristem seine Tätigkeit eingestellt hat, während die Produktion des Ventralmeristems über die Bildung der in seinen Bereich fallenden Bündel hinaus anhält oder doch anhalten kann.

Große Bedeutung für das Verständnis des unifazialen Blattstielbaues hat die Tatsache, *daß die Tätigkeit des Rundungsmeristems eine vorzeitige Hemmung erfahren kann*. Solche Stiele behalten die anfängliche Furchung auch im entwickelten Zustand mehr oder weniger vollständig bei. Schrödinger hat in solchen Fällen von „sekundärer

Abflachung" gesprochen. Der Ausdruck ist aber mißverständlich, weil er die Vorstellung erweckt, als wäre die Anlage ursprünglich rund, wo sie sich in Wirklichkeit von vornherein in abgeflachter oder gefurchter Gestalt dabietet. Es wird sich also empfehlen, Schrödingers Begriff der „sekundären Abflachung" fallen zu lassen und statt dessen den der *applanat- bzw. sulkat-unifazialen Struktur* einzuführen.

Im Zuge des erwähnten Hemmungsprozesses wird teilweise auch die Ausbildung der sonst im Bereich des vom Rundungsmeristem erzeugten Gewebes entstehenden Bündel unterdrückt, mit dem Resultat, daß der Bündelbogen, statt sich zu schließen, auf der adaxialen Seite offen bleibt (s. Exkurse!). Unifaziale Stiele dieser Art gleichen auf Querschnitten oft auffallend bifazialen Stielen und können dann leicht mit solchen verwechselt werden. Dieser Täuschungsmöglichkeit ist Roth zum Opfer gefallen, deren Argumentation also die erforderliche Kritik vermissen läßt. Damit aber werden die gesamten Folgerungen, die sie aus ihren Untersuchungen gezogen hat und die u. a. die Trollsche Erklärung des Peltationsphänomens einbegreifen, hinfällig (s. Exkurse!).

Abschließend soll noch betont werden, daß für die Beurteilung des Blattbaues stets die Verfolgung des Randverlaufes wird maßgebend bleiben müssen. Zwischen bifazialer und unifazialer Struktur zu unterscheiden ist also erst von dem Zeitpunkt an möglich, zu dem die Ränder des Organs in Gestalt der subepidermalen Randzellreihen angelegt werden, ein Vorgang, der im Bereich der unifazialen Blattabschnitte eben unterbleibt.

Exkurse.

1. Scheinbare Bifazialität bei unifazialen Blattstielen.

Im allgemeinen erstreckt sich die Unifazialität auch auf die Anatomie des Stieles, wo sie besonders in der Struktur des Bündelsystems zum Ausdruck kommt. Für die einschlägigen Ranunculaceen hat auf diese Beziehungen bereits Schrödinger (1914) aufmerksam gemacht. Auf breiterer Basis sind sie später von Troll (1932, S. 163 und 1939, S. 1197) aufgezeigt worden. Charakteristisch ist die Schließung des im Bereich des Unterblattes auf der adaxialen Seite offenen Bündelbogens, dessen beide Außenstränge sich dabei häufig zu einem dem Dorsalmedianus gegenüberliegenden Medianbündel, dem sog. Ventralmedianus, vereinigen (S. 295). Das Bündelsystem paßt sich in diesen Fällen also gleichsam den durch die Unifazialität veränderten Verhältnissen des Stielbaues an.

Von dieser Regel gibt es indes auch Ausnahmen. Erstmals sind solche durch Watari bekannt geworden, der auf sie bei seinen Untersuchungen über den Blattbau in der Gattung *Acer* (1936) und in der Familie der Saxifragaceen (1939) aufmerksam geworden ist.

Was zunächst die Gattung *Acer* anlangt, so sind die Blattstiele bei der Mehrzahl der Arten bifazial und darin den Stielen der *Cotinus*- oder *Aesculus*-Blätter vergleichbar, dies insofern, als der an sich offene Bündelbogen auf der Ventralseite des Organs durch supplementäre Bündel geschlossen wird (z. B. *A. rufinerve* und *A. Pseudo-Platanus*). Leider hat es WATARI versäumt, die Blattentwicklung, namentlich das Dickenwachstum des Stieles, zu studieren. Wäre dies geschehen, so hätte sich wahrscheinlich gezeigt, daß die Supplementärstränge aus Gewebe entstehen, das ursprünglich vom Ventralmeristem erzeugt wird. Dessen Tätigkeit erreicht teilweise offenbar beträchtlichen Umfang, so vor allem bei jenen Arten, die nach dem Muster *A. diabolicum*, *A. dasycarpum*, *A. campestre* u. a. nahezu gerundete Stiele besitzen. Es handelt sich aber um einen pseudo-unifazialen Bau. Denn die Ventralseite ist nicht etwa unterdrückt; es wird nur die adaxiale Furche, mit der sie sonst zusammenfällt, durch die gesteigerte Aktivität des Ventralmeristems ausgefüllt, ein Vorgang, der es auch mit sich bringt, daß die Stielränder, oberflächlich besehen, kaum mehr in Erscheinung treten.

Echt unifazial sind die Blattstiele von *A. mono*, wo die Blattränder sowohl an der Basis wie am oberen Ende des Stieles quer über dessen adaxiale Seite hinweg miteinander verschmelzen (Abb. 33I—III). Teilweise geschieht dies in der aus Abb. 33IV und V ersichtlichen Form, d. h. unter Ausbildung eines einer medianen Stipel vergleichbaren saumartigen Anhangs.

Bei einer weiteren Gruppe von Arten, u. a. bei *A. Shirasawanum*, wiest der Stiel bei streng unifazialem Bau eine sulkate Beschaffenheit auf, wozu man Abb. 33VI und VII vergleiche. Die Art „differs from *A. mono* in the formation of new ridges on the ventral-lateral sides, so that the margins of ridges in the slender part do not correspond to the original margins corresponding to the median line of the groove. As a matter of fact, at the petiolar top, margins of lamina arise from the ventral-median line regardless of the secondary ridges" (WATARI 1936, S. 62). Das Blatt verhält sich also, was den Stielbau und die durch ihn bedingten Modifikationen im Übergangsbereich zum Blattgrund und zur Spreite anlangt, ganz ähnlich wie die Primärblätter von *Helicodiceros muscivorus* (S. 325).

Unser besonderes Interesse muß aber die Tatsache beanspruchen, daß die unifazialen Stiele in der Anlegung ihres Bündelsystems mit den bifazialen übereinstimmen. Ähnliches begegnet uns in der Familie der *Saxifragaceen*. Auch in ihr gibt es nach WATARI (1939, S. 302) Formen, „in which, notwithstanding that their petioles are external morphologically unifacial throughout the slender part, the stele either closes itself into a ring at the petiolar top only (*Tolmiea*, *Mitella*

pauciflora, M. ovalis, Tellima) or, instead of closing, retains the condition of an open arc even at the petiolar top *(Mitella japonica, M. Yoshinagae, M. stylosa*; occasionally in *Heuchera* and *Tolmiea)*".

In diesen und ähnlichen Fällen läßt sich die Unterscheidung zwischen bifazialem und unifazialem Stielbau natürlich nicht mit den sonst in der Leitbündelanordnung gegebenen anatomischen Mitteln

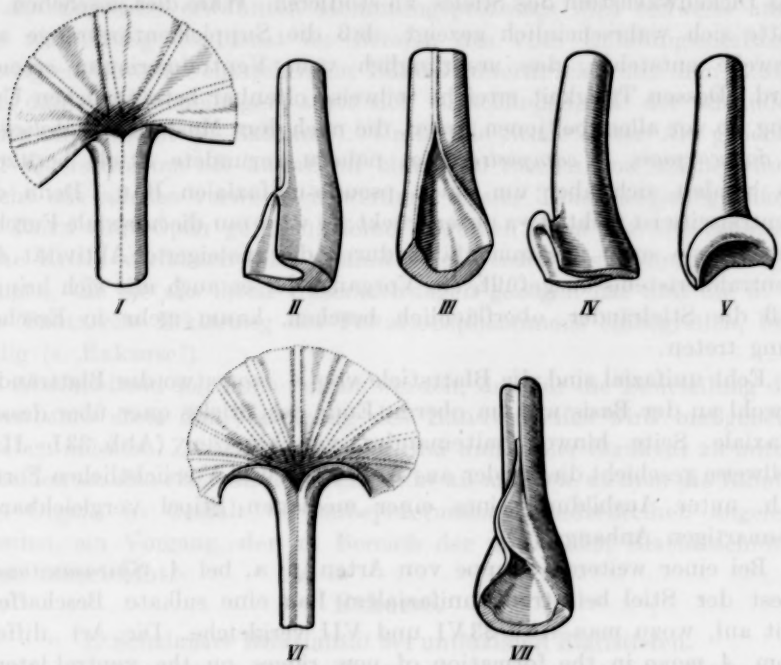


Abb. 33. *I—V Acer mono. I* Stielende mit Spreitenbasis; *II—V* Blattgrund (*II* und *IV* Seiten-, *III* und *V* Ventralansichten). *VI, VII Acer Shirasawanum. VI* Stielende mit Spreitenbasis; *VII* Blattgrund in Ventralansicht. Nach Watari.

unterbauen. Es ist ja überhaupt ein alter „Irrtum, daß der Leitbündelverlauf über die morphologische Bedeutung eines Organs entscheiden könne" (Troll 1932, S. 298). Wo er als Kriterium versagt, sind wir bei der Beurteilung des Stielbaues allein auf den Randverlauf angewiesen, dem auch sonst durchaus der Vorrang gebührt. Mit Bezug auf *Acer* spricht Watari (1936, S. 62) dasselbe aus, wenn er sagt, es liege der Unterschied „only in the presence or absence of the convergence and divergence of the margins in the petiolar base and top".

Neuerdings hat auch Roth (1949, S. 300 und 1952, S. 351) verschiedene Beispiele dafür namhaft gemacht, daß das Bündelsystem bifaziales Gepräge trägt, obwohl andere Momente für unifazialen Stielbau sprechen. Auf Grund solcher Beobachtungen leugnet sie sogar den Zusammenhang zwischen der Stielunifazialität einerseits und den

Erscheinungen der Peltation sowie der Bildung medianer Stipeln andererseits. Bestärkt wurde sie darin durch die Tatsache, daß manche Stiele dieser Art auf der adaxialen Seite außerdem noch abgeflacht oder gefurcht sind und so auch in ihrer Querschnittsform Bifazialität vortäuschen. Wir sagen: vortäuschen. Denn wir sind, wenigstens bis zu dem von Roth nicht erbrachten Beweis des Gegenteils, der Auffassung, daß es sich in den besagten Fällen um eine *scheinbare Bifazialität* handelt, daß also in Wirklichkeit gar kein Widerspruch zwischen der Theorie und den empirischen Befunden besteht.

Schon bei der Behandlung der applanat- und sulkat-unifazialen Stiele (S. 323ff.) haben wir gehört, daß viele Blattstiele bei zweifellos unifazialem Bau auf der adaxialen Seite abgeflacht oder gefurcht sind. Die Gattung *Caltha* liefert sogar Beispiele dafür, daß sich mit der Furchung eine Reduktion der der adaxialen Stielseite angehörenden Elemente des Bündelsystems verbinden kann, mit dem Ergebnis, daß der Bündelbogen nach der Achse hin offen bleibt. Beides, Furchung und Bündelausfall, lassen sich als Hemmungserscheinungen verstehen, die mit der Verminderung der vom Verdickungsmeristem ausgehenden Gewebeproduktion zusammenhängen. Es ist anzunehmen, daß dergleichen auch in den von Roth angeführten Fällen vorliegt. Hier müssen wir uns darauf beschränken, ein einziges Beispiel zu erörtern. Als solches wurde *Peperomia incana* ausgewählt.

Ein Sproßstück samt zugehörigem Blatt führt Abb. 34I vor Augen. Da die Spreite schildförmig ausgebildet ist, sollte man teret-unifazialen Stielbau erwarten. Schon bei oberflächlicher Betrachtung fällt aber eine seichte Längsrinne auf, die sich auf der adaxialen Seite von der Blattbasis aufwärts bis zur Spreite erstreckt. Noch deutlicher tritt sie uns auf Stielquerschnitten entgegen (Abb. 34II—IV). Diese überzeugen uns auch davon, daß der Bündelbogen offen ist. In der unteren Stielhälfte besteht er, wenn wir den zentralen Strang außer acht lassen, aus 7 Bündeln: dem Dorsalmedianus und je 3 Lateralbündeln (Abb. 34II, III). Erst in Spreitennähe vermehrt sich die Zahl der Lateralbündel jederseits auf 4, was auf Verzweigung der Bündel *3* und *3'* in III zurückzuführen ist (Abb. 34IV). Diese Erweiterung des Bündelsystems steht jedenfalls in Beziehung zu der in derselben Region zu beobachtenden Zunahme des medianen Stieldurchmessers. Wir dürfen diese einer verstärkten Tätigkeit des Verdickungsmeristems zuschreiben, die aber doch nicht den zum Ausgleich der adaxialen Furche erforderlichen Umfang erreicht. Nach Roth (1949, S. 302) soll sich der Bündelbogen im oberen Stielabschnitt zum Ring schließen. Falls diese Beobachtung, die wir nicht bestätigen konnten, in Einzelfällen zutrifft, würde sie unsere Auffassung unterstützen, daß der Stiel zwar seiner ganzen Länge nach unifaziale Struktur aufweist, daß

aber die Ausbildung der entsprechenden anatomischen Symptome in den basalen Teilen hemmenden Einflüssen unterliegt. So ist es ja auch sonst vielfach bei unifazialen Stielen. Es sei etwa auf das Beispiel von *Tropaeolum maius* zurückverwiesen, wo die betreffende Region allerdings auf eine kurze Strecke der Stielbasis beschränkt bleibt (S. 301). Der das Längenwachstum besorgende interkalare Vegetationspunkt bildet sich im Verlauf der Entwicklung am oberen Ende des Stielprimordiums heraus. Nur in dieser Region und in dem aus ihr

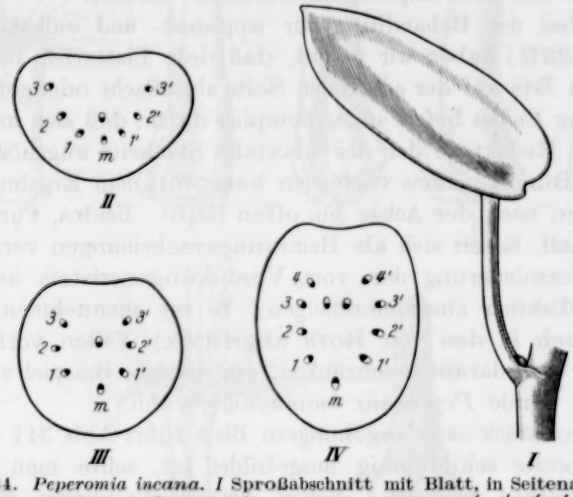


Abb. 34. *Peperomia incana*. *I* Sproßabschnitt mit Blatt, in Seitenansicht. *II—IV* Stielquerschnitte. *m* Dorsalmedianus, *1*, *2*, *3*, *4* bzw. *1'*, *2'*, *3'* *4'* Seitenbündel.

hervorgehenden Zuwachs erreicht das Verdickungsmeristem, so haben wir auf S. 300 gesagt, seine volle Aktivität. Ebenso dürfte sich *Peperomia incana* verhalten, mit dem Unterschied, daß sich bei verminderter Tätigkeit des Verdickungsmeristems der Rundungsprozeß verzögert oder überhaupt nicht zum Abschluß kommt.

Damit sind die Gesichtspunkte angedeutet, nach denen *Peperomia incana* und andere derartige Beispiele zunächst einmal zu untersuchen wären, bevor Bündiges über den Bau ihrer Stiele ausgesagt werden kann. Vorerst bedeutet die Tatsache, daß die adaxiale Seite gefurcht und kein zum Ring geschlossenes Bündelsystem vorhanden ist, keinen Widerspruch zur Theorie der Peltation. Denn es muß bei unifazialen Blattstielen mit scheinbar bifazialer Struktur gerechnet werden. Auch von hier aus gesehen kommen wir zu dem Resultat, daß bei der Beurteilung des Stielbaues allen anderen Momenten gegenüber dem Randverlauf der Vorrang gebührt.

Übrigens lehrt auch das Beispiel von *Peperomia incana*, daß Roths Angaben mit äußerster Vorsicht aufzunehmen sind. Sie spricht den

Blättern der Pflanze nämlich eine Medianstipel zu (1949, S. 302 und 1952, S. 359). Eine solche ist jedoch Abb. 34I zufolge nicht, auch in Andeutung nicht vorhanden. Nun könnte man an eine Verwechslung mit einer anderen Art denken, obwohl *Peperomia incana* spezifisch sehr gut charakterisiert ist. Aber es treten, im Unterschied zu *Piper*, in der ganzen Gattung keinerlei Nebenblattbildungen auf. Es handelt sich also um einen recht groben Fehler, der zudem nicht isoliert dasteht. Denn auch beim Blatte von *Begonia conchifolia* spricht Roth (1952, S. 355) von einer Medianstipel, obwohl zur Genüge bekannt ist, daß dergleichen bei den Begonien nicht vorkommt. Die Stipeln stehen vielmehr seitlich. Da sie aber in der Blattachsel mit ihren Rändern übereinandergreifen, vermögen sie dem flüchtigen Betrachter eine Medianstipel vorzutäuschen. Vor diesem Irrtum hat Roth nicht einmal die Untersuchung der Blattentwicklung bewahrt. Wie wir noch sehen werden, können ihre entwicklungsgeschichtlichen Befunde auch anderwärts keinen Anspruch auf Zuverlässigkeit erheben.

2. Zur Entwicklungsgeschichte der Schildblätter.

Schildblätter sind epeltaten Blattorganen gegenüber bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß die Spreite über ihre *Unterseite* mit dem Stiel in Verbindung steht. Analoges gilt für das Unterblatt, wo dem Schildauswuchs der Lamina in solchen Fällen die mediane Stipel oder ein dieser vergleichbarer Anhang des Blattgrundes entspricht. Beide Strukturen stimmen nun darin überein, daß sie Produkte des die Flächenentwicklung des Blattes besorgenden Randwachstums sind. Es müssen also, sollen schildförmige Spreiten und mediane Stipeln zustande kommen, in der Jugend des Blattes die Seitenränder von Lamina und Blattgrund quer über den Stiel hinweg miteinander in Konnex treten, was nur bei Unifazialität des Stieles möglich ist. Für Schildblätter und solche Blattorgane, die mit einer Medianstipel ausgestattet sind, muß also unifazialer Stielbau erwartet werden. Dies ist in großen Zügen die mit Beispielen aus zahlreichen Verwandtschaftskreisen belegte Theorie Trolls, die Roth (1949, S. 300) völlig verzerrt wiedergegeben hat, wenn sie schreibt: „Durch das ‚Unifazialwerden' des Blattstieles und die damit verbundene Verschmelzung der Blattränder ist auch die Möglichkeit gegeben, daß sowohl die Spreite wie auch der Blattgrund in das Randwachstum einbezogen werden." Man fragt sich beim Lesen dieser Formulierung, ob Roth den Sinn der Theorie überhaupt verstanden hat. Ist nicht das Randwachstum von Spreite und Blattgrund völlig unabhängig vom Verhalten des Stieles bzw. davon, daß dieser unifaziale Struktur besitzt? Sonst dürfte ein solches an Blättern mit bifazialen Stielen ja überhaupt nicht vonstatten gehen, was Roth kaum wird behaupten wollen. Ferner: was soll es

heißen, wenn gesagt wird, Spreite und Blattgrund würden in das Randwachstum *einbezogen*, wo doch der Stiel ob des Fehlens der Ränder aus der marginalen Wachstumstätigkeit ausscheidet? Mag sein, daß es sich um Unbeholfenheit im Ausdruck handelt, sie wirkt sich hier jedenfalls nicht bloß sinnstörend, sondern geradezu sinnzerstörend aus.

Roth stellt insbesondere den Zusammenhang zwischen der Stielunifazialität und der Spreitenpeltation bzw. der Bildung medianer Stipeln in Abrede. Sie glaubt gefunden zu haben, daß die beiderlei Strukturen auch an Blättern mit bifazialen Stielen vorkommen, ja daß die Stiele sämtlicher Blätter, die im entwickelten Zustand über diese beiden oder eines der beiden Merkmale verfügen, in der Jugend bifazial seien. Neben anderen Beispielen hat sie verschiedene peltate Araceen untersucht. Die Beobachtungen, die sie dabei machte, scheinen ihr der Theorie Trolls strikte zu widersprechen, so sehr, daß sie schreibt, ein überzeugenderer Gegenbeweis als gerade durch die Entwicklung des Araceen-Blattes könne gegen diese Theorie gar nicht geliefert werden (1952, S. 356).

Welches nun ist Roths Auffassung vom Zustandekommen der Peltation und der medianen Stipulierung des Blattes? Auch *sie* steht vor der Aufgabe, die Verbindung der Spreiten- und Scheidenränder quer über den Stiel hinweg verständlich zu machen. Da sie zur Ablehnung der Stielunifazialität glaubt gezwungen zu sein, nimmt sie an, daß der besagte Konnex von einem *zwischen* den beiden Randzügen auftretenden Querwulst besorgt wird. Und für dessen Bildung macht sie das *Ventralmeristem* verantwortlich, das ja auch vorhanden sein müßte, wenn der Stiel bifazial gebaut wäre.

Der Irrtum in Roths Darlegungen besteht hier ebenfalls darin, daß sie *die Furchung der Stielprimordien mit Bifazialität bzw. die Primordialränder mit echten Randbildungen verwechselt*. Diese, durch das Auftreten subepidermaler oder epidermaler Randzellen gekennzeichnet, finden sich bei Schildblättern nur im Bereich von Spreite und Blattgrund, wo sie, ist die Entwicklung hinreichend weit gediehen, an der Grenze zum Stiel in transversaler Richtung miteinander in Beziehung treten. Im Stiel dagegen verschwinden sogar die Primordialränder, wenigstens für den Fall, daß das Verdickungsmeristem, wie bei den Schildblättern zumeist, bis zum vollen Ausgleich der anfänglichen Furche tätig ist.

An die Stelle des Querwulstes tritt im Verlauf der Schildblattentwicklung früher oder später der Schildauswuchs. Roth gebraucht beide Begriffe deshalb in etwa demselben Sinn. Es empfiehlt sich aber, einen Unterschied zu machen. Denn ein Querwulst findet sich an der Grenze von Stiel und Spreite vielfach auch bei epeltaten Blattorganen. Er stellt sozusagen die Vorform des Schildauswuchses dar, der entsteht,

wenn das randliche Breitenwachstum auch auf die zwischen den Seitenrändern vermittelnde Querzone des Spreitenrandes übergreift. Erst damit nimmt die Spreite wirklich peltate Gestalt an. Man vergleiche dazu an Hand von Abb. 7 I—III z. B. die Jugendstadien der Laubblätter von *Tropaeolum maius*. Für Medianstipeln gilt mutatis mutandis dasselbe.

Für das Zustandekommen des Querwulstes ist das Verhalten der Stielzone verantwortlich zu machen, sonderlich deren Dickenwachstum, das bei den Schildblättern in der Regel erst nach vollzogener Rundung zum Abschluß kommt. Scheide und Spreite behalten dagegen die flache Beschaffenheit bei. Es grenzt also je ein flacher Blattabschnitt an das runde oder sich der vollen Abrundung nähernde Stielprimordium, was eben zur Herausbildung der besagten Querzone führt. Und da der Rundungsprozeß vom Rundungsmeristem besorgt wird, so geht die Bildung auf dessen Tätigkeit zurück. Letzten Endes leitet sie sich also von der Unifazialität der Stielanlage her.

Auch mit der *Histogenese des Schildauswuchses und der Stipelanlage* hat sich Roth befaßt. Wie schon erwähnt, läßt sie beide aus der verstärkten Tätigkeit des „Ventralmeristems" hervorgehen. Diese wird auch nach ihr „mehr oder weniger zeitig durch ein ausgesprochenes Randzellwachstum abgelöst" (1952, S. 364). Was dessen Kenntnis anlangt, so hat Roth den schon von Troll (1939, S. 1772) mitgeteilten, von seinem Schüler Platz erzielten Befunden kaum Neues hinzugefügt. Sie bestätigt, daß man in der Entwicklung des Schildquerwulstes „fast ausschließlich den Peri-Antiklinal-Typus des Randzellwachstums in der ersten subepidermalen Zellschicht" findet, während für das Unterblatt zwei- und einschneidig segmentierende Initialzellen besonders charakteristisch sind.

Zugrunde liegt der Bildung des Schildauswuchses die Kontinuität der Randzellreihen, in der sich Schema Abb. 12III und IV zufolge die in der Querzone vonstatten gehende Vereinigung der seitlichen Spreitenränder dokumentiert. Recht lehrreich sind in dieser Hinsicht die beiden Längsschnitte durch ein junges Blatt von *Tropaeolum maius* in Abb. 35. In I ist das Organ median getroffen. An seiner Basis bemerkt man die mit dem Rundungsmeristem ausgestattete Stielanlage, die sich in einer schulterförmigen Querzone vom flachen Spreitenprimordium absetzt. Schnitt II stammt vom selben Blatt, ist aber seitab von der Mediane geführt. Hier hat der Spreitenrand eben mit dem marginalen Wachstum begonnen, wovon die erstmals durch eine Periklinalwand geteilte, schraffiert hervorgehobene Randzelle Zeugnis ablegt. Dasselbe Bild hätte man, wäre die Anlage zu einem etwas späteren Zeitpunkt geschnitten worden, auch in der Mediane erhalten. Von da ab beginnt die Fortentwicklung der Querzone zum Schild-

auswuchs. Sie geht auf Grund der nach dem Peri-Antiklinal-Typus erfolgenden Tätigkeit der Randzellen vonstatten (Abb. 35 III, IV). In den rückwärtigen Teilen werden die Segmentgrenzen mit fortschreitender Aufteilung der Zellen allmählich undeutlich. In der Randzone hält

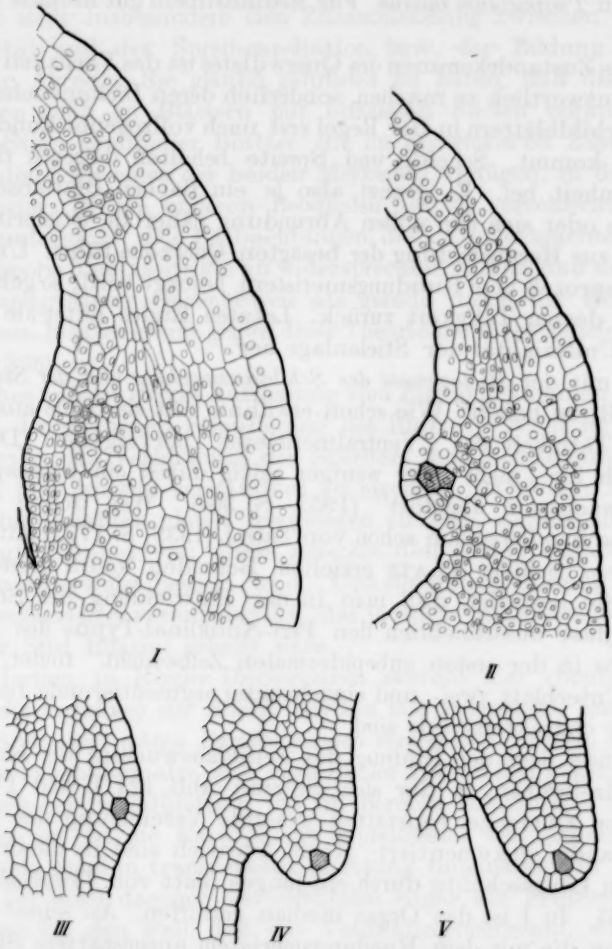


Abb. 35. *Tropaeolum maius*. *I*, *II* Blattanlage im medianen und in einem seitlich von der Mediane geführten Längsschnitt. *III—V* Entwicklung des Schildauswuchses in medianen Längsschnitten. Randzellen schraffiert hervorgehoben. Zeichnungen von H. Platz.

das marginale Wachstum dagegen in der anfänglichen Weise an (Abb. 35 V).

Eine bemerkenswerte Ausnahme von der Regel machen nach Roths Darstellung die Schildblätter von *Peperomia*- und *Begonia*-Arten, dies insofern, als hier „der Schildauswuchs zunächst keine Randzellbildung

aufweist, sondern allein durch periklinale Wandbildung einiger Zellreihen des Ventralmeristems entsteht" (1952, S. 371). Ähnliches findet sich bei Araceen, z. B. bei *Colocasia antiquorum*, die wir in Abb. 36 II und III zur Veranschaulichung herangezogen haben. PLATZ hat dasselbe Verhalten für *Bergenia* und *Peltiphyllum* festgestellt, insonderheit

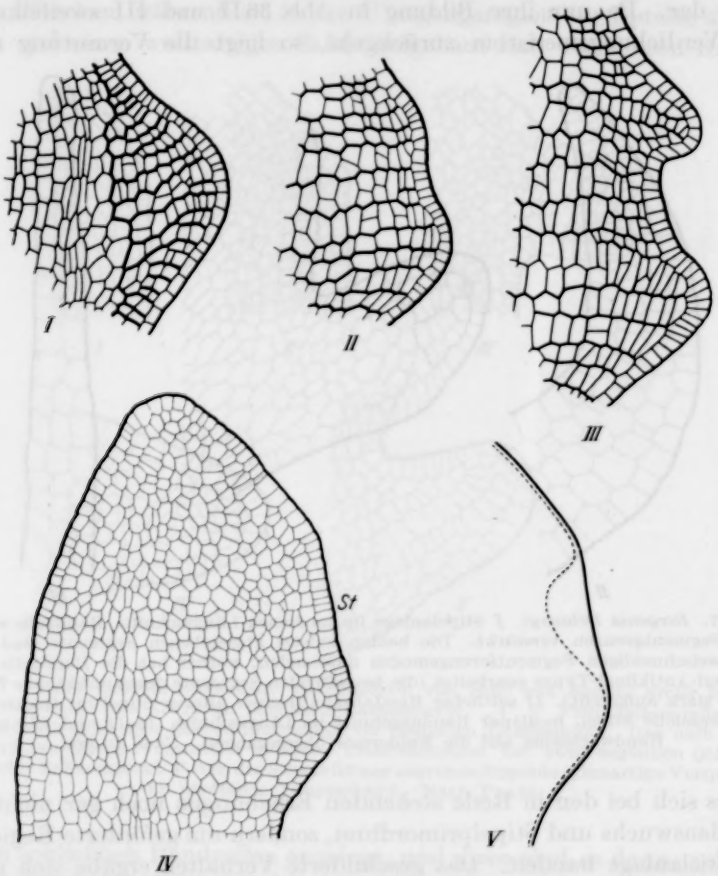


Abb. 36. *I—III Colocasia antiquorum*, Stielzone der Blattanlage in drei aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien (mediane Längsschnitte). Antiklinale Zellreihen des Rundungsmeristems durch Verstärkung der sie begrenzenden Wandzüge hervorgehoben. *IV Bergenia crassifolia*, Blattanlage im medianen Längsschnitt. *St* Stielzone. *V* Schema zur Erläuterung des Verhaltens der Stielzone in *III*. Die starke Linie gibt den adaxialen Kontur der Stielzone in *IV* wieder, sonstige Erklärung im Text. *I—III* nach ROTH, IV nach PLATZ.

auch für die Medianstipel. Schließlich aber vollzieht sich hier ebenfalls der Übergang zum Wachstum mit subepidermalen bzw. mit zunächst subepidermalen und dann epidermalen Randzellen (Abb. 37 I—III).

Haben wir es in diesen Fällen aber wirklich mit einer Ausnahme zu tun? Die Frage bedürfte natürlich spezieller Untersuchung. Das

Verdickungsmeristem ist ja sonst am Zustandekommen der Querwülste nur insofern beteilgt, als es die Abrundung der Stielzone veranlaßt und damit die Abgrenzung der Spreite sowie des Blattgrundes vom Stiel verschärft. Schildauswuchs und Stipelanlage stellen dagegen bereits Produkte des auf die Querzonen ausgedehnten marginalen Wachstums dar. Da nun ihre Bildung in Abb. 36II und III zweifellos auf das Verdickungsmeristem zurückgeht, so liegt die Vermutung nahe,

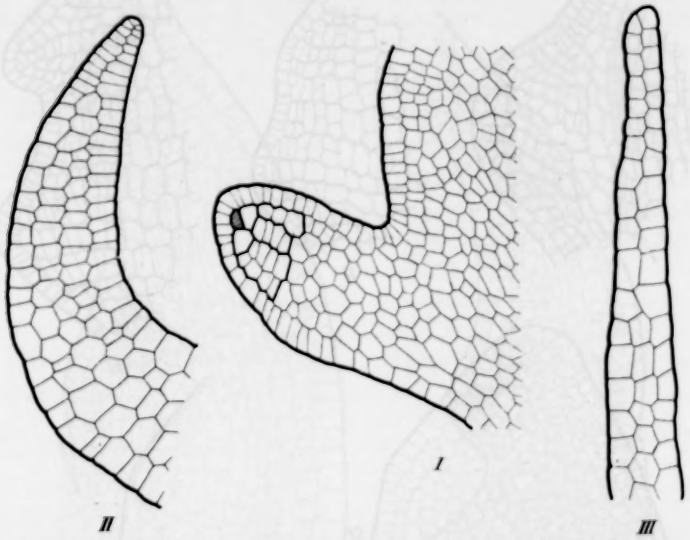


Abb. 37. *Bergenia Delavayi*. *I* Stipelanlage im medianen Längsschnitt. Randzelle schraffiert; Segmentgrenzen verstärkt. Die beiden zuletzt abgegebenen Segmente sind nach dem zweischneidigen Segmentierungsmodus entstanden; vorher hat die Randzelle nach dem Peri-Antiklinal-Typus gearbeitet (die betreffenden Segmente durch antiklinale Wände bereits stark aufgeteilt). *II* seitlicher Randabschnitt einer älteren Stipel im Querschnitt. *III* ebensolche Stipel, medianer Randabschnitt im Längsschnitt. In *II* und *III* ist das Randwachstum auf die Epidermis übergegangen. Nach Platz.

daß es sich bei den in Rede stehenden Erhebungen noch gar nicht um Schildauswuchs und Stipelprimordium, sondern um geförderte Regionen der Stielanlage handelt. Das geschilderte Verhalten ergäbe sich nämlich für den Fall, daß die vom Verdickungsmeristem ausgehende Gewebeproduktion in der Mitte des Stieles geringer wäre als an seinen beiden Enden. Zur Erläuterung diene Schema Abb. 36V, dem Abb. 36IV zugrunde liegt, der mediane Längsschnitt durch eine Blattanlage von *Bergenia crassifolia*. Der Stiel verdickt sich hier auf der adaxialen Seite seiner ganzen Länge nach gleichmäßig. Stellt man sich aber vor, daß das Dickenwachstum in der Mitte hinter dem Betrag zurückbleibt, den es darunter und darüber erreicht, so wird sich die im Schema Abb. 36V unterbrochen gezeichnete Umrißlinie und damit das Bild ergeben, das die Längsschnitte durch das *Colocasia*-Blatt darbieten (Abb. 36II, III).

Zu stützen vermögen diese Auffassung auch die in Abb. 38 wiedergegebenen medianen Längsschnitte durch den Grenzbereich von Stiel und Spreite verschiedenaltriger Blattanlagen von *Begonia goegoeensis*. In I und II erstreckt sich die Tätigkeit des Verdickungsmeristems noch über die ganze Stiellänge. In III dagegen ist sie unten im wesentlichen erloschen, während sie in der Übergangsregion zur Spreite angehalten und einen wulstartigen Saum aufgebaut hat. An dessen Kante

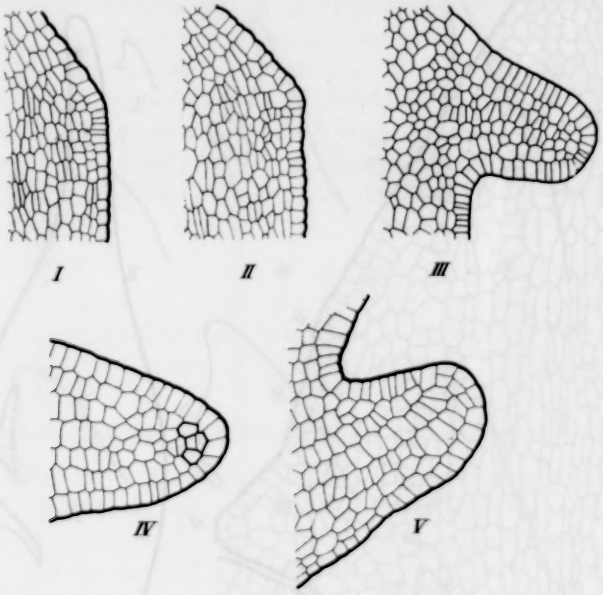


Abb. 38. *I—III Begonia goegoeensis*. Grenzbereich von Stiel und Spreite dreier Blattanlagen verschiedenen Alters im medianen Längsschnitt. *IV, V Peltiphyllum peltatum*. *IV* Schildauswuchs einer älteren Blattanlage im medianen Längsschnitt. Das nach dem Peri-Antiklinal-Typus vonstatten gehende Randwachstum hat eben begonnen (stärker umrandeter Zellkomplex). *V* der der Stipelbildung zugrunde liegende saumartige Vorsprung im medianen Längsschnitt. Nach PLATZ.

werden schließlich Randzellen angelegt, und diese sind es dann, welche das marginale Wachstum einleiten und fortführen. Ganz ähnlich verhält sich das Blatt von *Peltiphyllum peltatum*. Einen Abb. 38 III entsprechenden Schnitt zeigt Abb. 38 IV. Hier hat das Randwachstum bereits begonnen. Die subepidermalen Marginalzellen arbeiten nach dem Peri-Antiklinal-Typus, während im Stipularsaum die Periklinalteilungen erst noch auf die Epidermis übergehen, bevor ebenfalls Randzellwachstum einsetzt (Abb. 38 V).

Großen Wert legt ROTH auf die Feststellung, daß im Zeitpunkt des Auftretens von Schildauswuchs und Stipelanlage im einzelnen Verschiedenheiten bestehen. Sie teilt hiernach die von ihr untersuchten Objekte in vier Gruppen ein. Deren erste umfaßt die Formen, bei

denen die Stipel dem Schildauswuchs in der Anlegung voraneilt. Die zweite Gruppe ist durch das gleichzeitige Erscheinen von Schildauswuchs und Stipelprimordium gekennzeichnet, während für die dritte Gruppe die proleptische Entwicklung des Schildauswuchses charakteristisch sein soll. Indes sind diese Unterschiede relativ geringfügig, wie daraus hervorgeht, daß die einzelnen Gruppen durch gleitende Übergänge

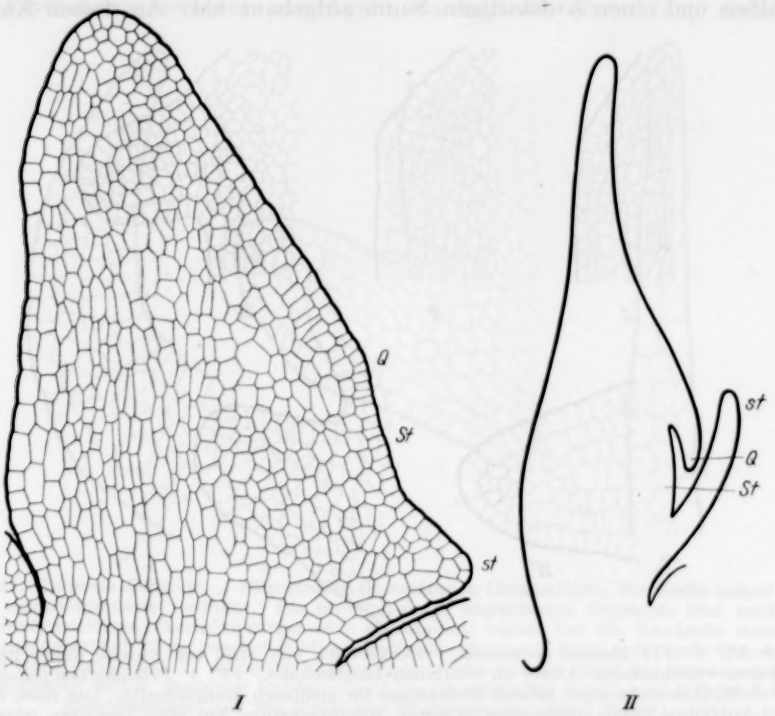


Abb. 39. *Nelumbium speciosum*. Blattanlagen im medianen Längsschnitt. *I* jüngeres und *II* älteres Stadium. *St* Stielzone; *st* Stipel; *Q* Querzone des Spreitenrandes bzw. Schildauswuchs. Nach Platz.

miteinander verbunden sind. Auch die Sonderstellung der vierten, den „*Podophyllum*-Typ" bildenden Gruppe läßt sich schwerlich rechtfertigen, weswegen auf den 4. Exkurs (S. 354) verwiesen sei.

Dem kritischen Leser fällt auf, daß in diesem Zusammenhang bei Roth kaum von der Stielanlage die Rede ist. Wir hören vom „gemeinsamen Querwulst", der in gewissen Sonderfällen auch als „Steg" bezeichnet wird (1952, S. 359); wir hören ferner davon, daß „dieser durch das Ventralmeristem gebildete Ventralwulst" (1952, S. 356) sich später in zwei „Querwulstzonen" aufteilt (1952, S. 356), wobei erst die Stielzone „durch interkalares Wachstum eingeschoben" wird (1952, S. 356). Tatsächlich handelt es sich bei diesem „gemeinsamen

Querwulst", mag er nun Schildauswuchs und Stipel gleichzeitig oder nacheinander oder auch nur eine der beiden Strukturen ausgliedern, um nichts anderes als um das mittels des Rundungsmeristems sich verdickende Stielprimordium, das, während es in die Länge wächst, an seinen beiden Enden die für die Bildung von Schildauswuchs und Stipel bestimmten Querzonen anlegt. Hierbei kann, wie es das Blatt

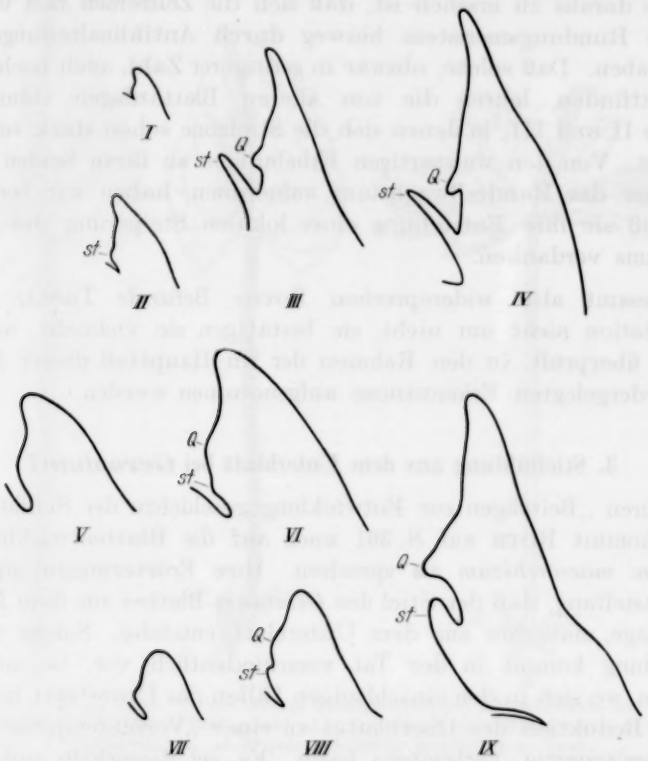


Abb. 40. *I—IV Victoria Cruziana*, Blattanlagen in verschiedenen Altersstufen. Nach PLATZ. *V, VI Nymphaea mexicana*, jüngere und ältere Blattanlage. Nach ROTH (Größenverhältnis korrigiert). *VII—IX Peltiphyllum peltatum*, Blattanlagen in drei Altersstufen. Nach PLATZ. Sämtliche Figuren stellen mediane Längsschnitte dar. *Q* Querzone des Spreitenrandes bzw. Schildauswuchs; *st* Anlage der Stipel.

von *Nelumbium speciosum* (Abb. 39) zeigt, die Stipel voraneilen, oder aber — und dies ist der häufigere Fall — es treten Stipel und Schildauswuchs etwa gleichzeitig hervor (Abb. 40). Im Verlauf dieses Prozesses wächst die Blattanlage insgesamt stark heran, zweifellos auch bei *Nymphaea mexicana*, von der ROTH (1952, S. 353) ein jüngeres und ein älteres Stadium der Blattentwicklung in 70facher Vergrößerung wiedergibt. Da die Anlagen gleichen Umfang aufweisen, muß abermals ein Irrtum vorliegen.

Recht aufschlußreich sind in diesem Zusammenhang Roths in Abb. 36 I—III vorgeführte Schnittbilder von *Colocasia antiquorum*. Der „gemeinsame Querwulst" in I ist wiederum nichts anderes als die Stielanlage. Sie ist auf diesem Stadium noch recht kurz, weshalb sie eben bloß in der Gestalt eines Wulstes in Erscheinung tritt. Doch bereitet sie, was Roth nicht bemerkt hat, schon ihr Längenwachstum vor, wie daraus zu ersehen ist, daß sich die Zellreihen fast über das gesamte Rundungsmeristem hinweg durch Antiklinalteilungen vermehrt haben. Daß solche, obzwar in geringerer Zahl, auch noch weiterhin stattfinden, lehren die von älteren Blattanlagen stammenden Schnitte II und III, in denen sich die Stielzone schon stark verlängert darbietet. Von den wulstartigen Erhebungen an ihren beiden Enden, die später das Randzellwachstum aufnehmen, haben wir bereits gehört, daß sie ihre Entstehung einer lokalen Steigerung des Dickenwachstums verdanken.

Insgesamt also widersprechen Roths Befunde Trolls Theorie der Peltation nicht nur nicht, sie bestätigen sie vielmehr, wenn sie, kritisch überprüft, in den Rahmen der im Hauptteil dieser Abhandlung niedergelegten Erkenntnisse aufgenommen werden.

3. Stielbildung aus dem Unterblatt bei *Geranium*?

In ihren „Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Schildblätter" (1952) kommt Roth auf S. 361 auch auf die Blattentwicklung von *Geranium macrorrhizum* zu sprechen. Ihre Erörterungen gipfeln in der Feststellung, daß der Stiel des *Geranium*-Blattes aus dem Basalteil der Anlage, näherhin aus dem Unterblatt entstehe. Solche vaginale Stielbildung kommt in der Tat verschiedentlich vor, besonders bei Liliaceen, wo sich in den einschlägigen Fällen das Unterblatt bei gleichzeitiger Reduktion des Oberblattes zu einer „Vorläuferspitze" zudem noch spreitenartig verbreitern kann. Es sei dieserhalb auf Trolls Beitrag zur Typologie des Monokotylenblattes (1955) verwiesen. Dort wird ausgeführt, daß „Stiel" und „Spreite" analoge Begriffe sind, und zwar „insofern, als die damit bezeichneten Blattglieder nicht überall denselben morphologischen Wert (im Sinne von Homologie) besitzen". Wir haben „vielmehr zwischen einer aus der Unterblatt- und einer aus der Oberblattanlage hervorgehenden Stiel- und Spreitenbildung zu unterscheiden". Demgemäß können wir „von einer Oberblattspreite und einer Unterblattspreite bzw. von einem Oberblattstiel und einem Unterblattstiel sprechen". Bei den Dikotylen sind Beispiele für vaginale Stielbildung, soweit wir derzeit sehen, selten. Troll (1939, S. 1241) hat besonders *Aegialitis annulata* (Plumbaginaceae) angeführt.

Entscheidend ist in diesem Zusammenhang natürlich die Frage nach einem Kriterium, das es erlaubt, zwischen Stielbildung einerseits aus dem Unterblatt und andererseits aus dem Oberblatt zu unterscheiden, m. a. W.: es kommt auf die Möglichkeit an, Unter- und Oberblatt zuverlässig voneinander abzugrenzen. Am klarsten liegen die Verhältnisse bei Blättern mit stipuliertem Blattgrund, so

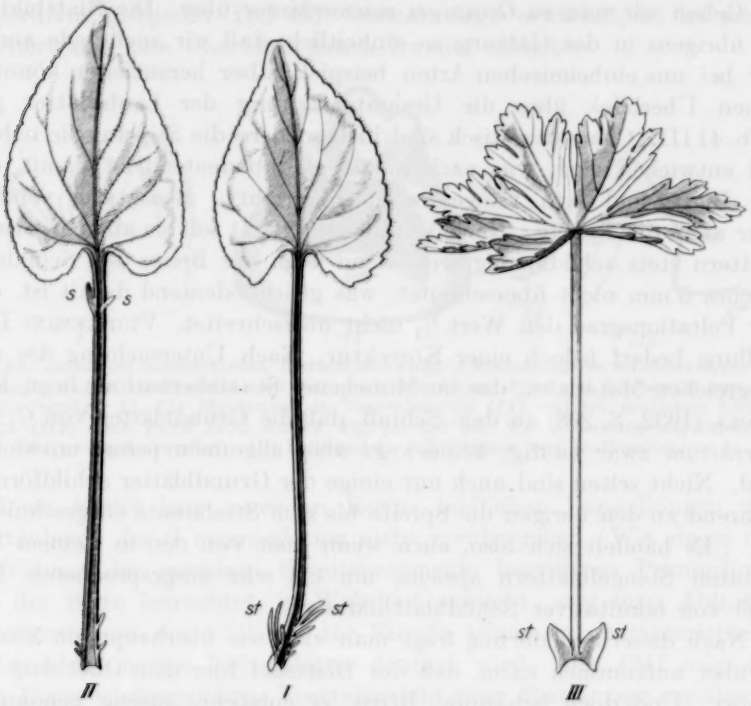


Abb. 41. *I, II Viola hirta. I* Normalform des Laubblattes; *II* Laubblatt mit auf Kosten des Stieles verlängertem Blattgrund. *III* Laubblatt (Grundblatt) von *Geranium macrorrhizum*. *st* Stipeln. Sonstige Erklärung s. Text.

etwa bei *Viola*-Arten. In Abb. 41 I ist ein Laubblatt von *V. hirta* dargestellt. Der stark gestreckte Stiel setzt sich von dem kurzen Blattgrund deshalb sehr präzise ab, weil dessen Ränder mit spitzenwärts verlängerten Stipularzipfeln besetzt sind. Die Grenze zwischen den beiden Blattgliedern fällt mit dem Ursprungsbereich der obersten Stipularzipfel zusammen.

Nach Troll (1939, S. 1241) treten nun bei *Viola hirta* gelegentlich Blätter der in Abb. 41 II wiedergegebenen Gestalt auf. Der Normalform gegenüber sind die stipularen Zipfel hier über die Länge fast des ganzen „Stieles" verteilt. Als Stiel im eigentlichen Sinn kann aber nur der kurze, zwischen den beiden distalen Stipularzähnen (*s*) und dem Spreitenansatz sich erstreckende Abschnitt der Blattachse gelten.

Offenbar ist das Maximum der Längenentwicklung in diesem Fall nach dem Prinzip der variablen Proportionen aus dem Stielbereich in das Unterblatt verlegt worden, mit dem Ergebnis, daß die Stipularzipfel weit voneinander entfernt wurden und der Blattgrund selbst stielartige Gestalt annahm. Kein Zweifel jedenfalls, daß wir hier ein Beispiel für Stielbildung aus dem Unterblatt vor uns haben.

Gehen wir nun zu *Geranium macrorrhizum* über. Die Blattbildung ist übrigens in der Gattung so einheitlich, daß wir auch jede andere der bei uns einheimischen Arten beispielshalber heranziehen könnten. Einen Überblick über die Gesamtgestaltung der Laubblätter gibt Abb. 41 III. Charakteristisch sind insbesondere die Stipeln, die nahezu frei entwickelt sind, was nach S. 303 gleichbedeutend ist damit, daß der Blattgrund kein Längenwachstum erfährt. Beachtung verdient aber auch die Spreite. Nach Vuillemin (1907) soll sie an den Grundblättern stets schildförmig sein, wenn auch die Breite des Schildauswuches 5 mm nicht überschreitet, was gleichbedeutend damit ist, daß der Peltationsgrad den Wert $^1/_3$ nicht überschreitet. Vuillemins Darstellung bedarf jedoch einer Korrektur. Nach Untersuchung des umfangreichen Materiales, das im Münchener Staatsherbarium liegt, kam Troll (1932, S. 208) zu dem Schluß, daß die Grundblätter von *G. macrorrhizum* zwar häufig, keineswegs aber allgemein peltat entwickelt sind. Nicht selten sind auch nur einige der Grundblätter schildförmig, während an den übrigen die Spreite bis zum Stielansatz eingeschnitten ist. „Es handelt sich also, auch wenn man von den in keinem Fall peltaten Stengelblättern absieht, um ein sehr ausgesprochenes Beispiel von fakultativer Schildblattbildung".

Nach dieser Schilderung fragt man sich, wie überhaupt ein Zweifel darüber aufkommen kann, daß der Blattstiel hier dem Oberblatt zugehört. Und doch behauptet Roth, er entstehe „streng genommen *aus dem Unterblatt*" (1932, S. 361). So bedeutsam erscheint ihr der Befund, daß sie ihn in der „Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse" (S. 376) nochmals hervorhebt. Wiederum liegt der Grund in der irrtümlichen Auslegung der Entwicklungsgeschichte, zu der Roth vor allem durch den Vergleich mit *Caltha palustris* verleitet worden ist. Aus einer gewissen Ähnlichkeit der Blattprimordien beider Pflanzen schließt sie in einem seltsam schwerfälligen Gedankengang, daß der Querwulst des jugendlichen *Geranium*-Blattes die Grenze zwischen dem Blattgrund und dem Oberblatt bilde. Da aber der Querwulst außerdem die Anlage des Schildauswuchses darstelle, der Spreite und Stiel voneinander scheidet, so kommt sie zu dem Resultat, daß der Stiel aus dem Unterblatt hervorgehe.

Bei *Caltha* wird von Roth ganz richtig die „Medianstipel" (Ochrea) als maßgebend für die Abgrenzung von Unter- und Oberblatt erachtet.

Dagegen läßt sie die Stipeln bei *Geranium* in dieser Hinsicht unberücksichtigt. Sie werden nach ihr „erst später" gebildet. Bei EICHLER (1861, S. 55) hätte sie nachlesen können, daß dies nicht zutrifft, daß die Stipelanlagen vielmehr vor allen Spreitengliedern erster Ordnung entstehen, wie das ja auch gar nicht anders zu erwarten ist. Da nun der spätere Blattstiel aus dem zwischen den Stipeln und dem Spreitenprimordium gelegenen Teil der Gesamtanlage erwächst, so ist seine Zugehörigkeit zum Oberblatt jedem Zweifel enthoben.

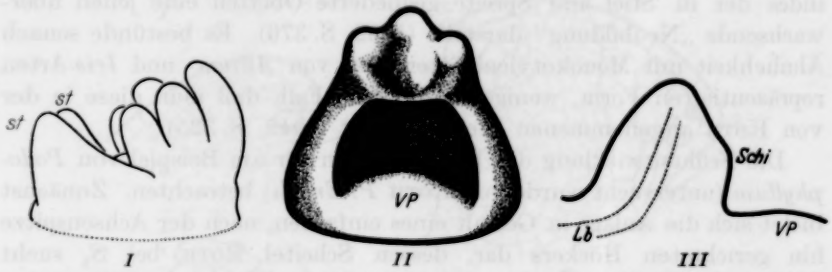


Abb. 42. *Geranium macrorrhizum*, Blattentwicklung. *I* Blattanlage in seitlicher Ansicht. *st* Stipeln; rechts das Oberblatt mit dem noch sehr kurzen Stiel und der bereits segmentierten Spreite. *II*, *III* Blattanlage in Ventralansicht (*II*) und im medianen Längsschnitt (*III*) nach ROTH 1952, Abb. 4, Fig. 25 und 26. *VP* Achsenvegetationspunkt; *Schi* „Schildauswuchs"; *LB* Leitbündel. *I* Zeichnung von Dr. WEBERLING.

Diese Kritik kann auch an ROTHs bildlichen Darstellungen von Blattanlagen des *G. macrorrhizum* nicht vorübergehen. Wie ein in der Ausbildung der primären Spreitensegmente begriffenes Primordium, von der Seite betrachtet, in Wahrheit aussieht, mag man Abb. 42 I entnehmen, aus der auch die für Stipeln allgemein charakteristische Prolepsis der beiden Nebenblätter deutlich wird. Abb. 42 II zeigt die nach ROTH wiedergegebene Ventralansicht einer Blattanlage annähernd gleichen Alters. Vergeblich sucht man an ihr nach den Stipeln, die auf diesem Entwicklungsstadium längst in Erscheinung getreten sind. Offenbar waren sie der Präparation zum Opfer gefallen und so ganz unbeachtet geblieben. Außerdem macht der Stiel den Eindruck eines scheidenförmigen Hohlorgans, wo er doch in Wirklichkeit eine sehr massive Beschaffenheit aufweist. ROTHs in Rede stehende Figur kontrastiert hierin auffallend mit dem Medianschnitt durch eine Blattanlage, den sie daneben gestellt hat (Abb. 42 III).

Alles in allem: der Fall zeigt, was von ROTHs entwicklungsgeschichtlichen Angaben zu halten ist. Denn er steht keineswegs allein da. Es sei nur noch auf *Lupinus* hingewiesen, dessen Blattanlagen sie, abermals im Widerspruch zu dem, was seit EICHLER (1861, S. 55) zweifelsfrei bekannt ist, nach dem Vorbild derer des *G. macrorrhizum* aufgefaßt wissen möchte.

4. Die Blattentwicklung von *Podophyllum* und *Diphylleia*.

Die Arten der Berberidaceengattungen *Podophyllum* und *Diphylleia* hat Roth (1952, S. 362) nach dem entwicklungsgeschichtlichen Verhalten ihrer Blätter zum „*Podophyllum*-Typ" zusammengefaßt. Von ihm behauptet sie, daß er sich „völlig abweichend vom normalen Bauplan" verhalte. Es soll sich nämlich um Schildblätter handeln, die durch „Übergipfelung" entstehen. Gemeint ist damit, daß der Basalteil der Anlage „einem Gesamtblatt des Normaltypus homolog" sei, indes der in Stiel und Spreite gegliederte Oberteil eine jenen überwachsende „Neubildung" darstelle (1952, S. 376). Es bestünde sonach Ähnlichkeit mit Monokotylenblättern der von *Allium*- und *Iris*-Arten repräsentierten Form, wenigstens für den Fall, daß man diese in der von Roth angenommenen Weise auffaßt (1949, S. 325).

Die Frühentwicklung des Blattes wollen wir am Beispiel von *Podophyllum* (untersucht wurde von Roth *P. Emodi*) betrachten. Zunächst bietet sich die Anlage in Gestalt eines einfachen, nach der Achsenspitze hin gerichteten Höckers dar, dessen Scheitel Roth bei S_1 sucht (Abb. 43 I). Nachher erscheint auf dem Rücken des Primordiums ein zweiter Scheitel (S_2 in Abb. 43 II). In dem sukzessiven Hervortreten zweier Scheitel herrscht Ähnlichkeit mit der Blattentwicklung etwa von *Iris germanica*. Während bei dieser aber der aus dem sekundären Scheitel (S_2) hervorgehende unifaziale Endabschnitt des adulten Organs einfach bleibt, gliedert er sich hier im Fortgang der Entwicklung in Stiel und Spreite. Ganz ebenso verläuft die Differenzierung bei *Diphylleia cymosa*. Den beiderlei Blättern ist außerdem die Unifazialität des Stieles und die damit zusammenhängende Schildform der Spreite gemeinsam.

Wie Roth feststellen konnte, unterscheidet sich der sekundäre Scheitel vom primären auch durch die in seinem Bereich sich abspielenden histogenetischen Prozesse. Am sekundären Scheitel sind vom Anfang bis zuletzt nach dem Peri-Antiklinal-Typus segmentierende Randzellen tätig (Abb. 44 I, II). Anders der primäre Scheitel. An ihm folgt das ebenfalls von Randzellen ausgehende marginale Wachstum dem Typus der zweischneidigen Segmentierung (Abb. 43 I, II). Darin besteht Ähnlichkeit mit *Iris*, für die Roth (1949, S. 328) auf Medianschnitten durch jüngere Anlagen dasselbe Ergebnis erzielt hat. Wie dort jedoch hat sie bei *Podophyllum* die Randzellen überfordert. Zu dieser Feststellung gelangt man bei der Kontrolle der mit verstärkten Linien eingetragenen Segmentgrenzen. Trolls kritische Auslassungen über Roths histogenetische Analyse der Blattprimordien von *Iris* (1955, S. 550) haben auch hier Geltung.

Des leichteren Überblickes wegen sind die Gewebekomplexe, die Roth aus der Randzelltätigkeit herleitet, in Abb. 43 Ia und IIa ge-

sondert wiedergegeben. Die eingetragenen Pfeile deuten auf die Stellen hin, an denen der zu fordernde Zickzackverlauf der longitudinal orientierten Segmentgrenzen unterbrochen ist. In Abb. 43Ia haben deshalb die von Roth als Segmente betrachteten Zellkomplexe *1* und *2* als solche auszuscheiden. Es bleiben dann nur zwei Segmente (*3* und *4*)

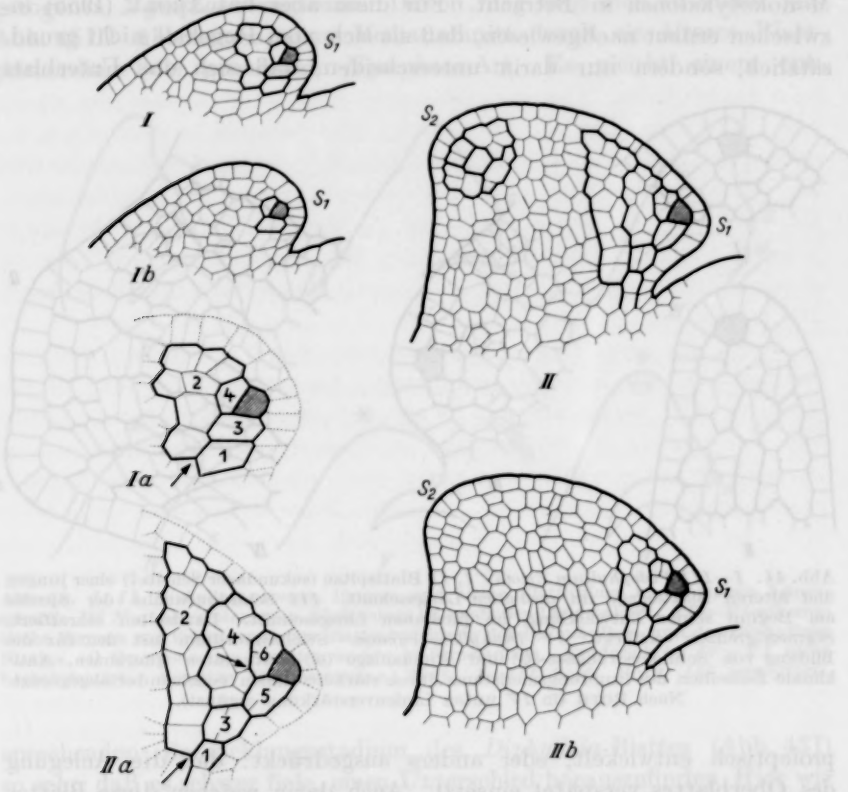


Abb. 43. *Podophyllum Emodi*. Blattentwicklung in medianen Längsschnitten, *I* jüngeres und *II* älteres Stadium. S_1 primärer und S_2 sekundärer Scheitel. Randzellen schraffiert hervorgehoben, Segmentgrenzen verstärkt. In *Ia* und *IIa* Segmente ihrer genetischen Reihenfolge nach beziffert. *I* und *II* Originalbilder Roths, in *Ib* und *IIb* korrigiert.

übrig. Nach dieser Berichtigung bietet sich Abb. 43I in der Form von Abb. 43Ib dar. Ähnlich bestellt ist es um Abb. 43II, in der die Markierung der Segmentgrenzen an *zwei* Stellen zu korrigieren ist (Abb. 43 IIa). Hiernach müssen abermals die Segmente *1* und *2* wegfallen; außerdem ist im Verlauf der Grenzen zwischen den Segmenten *4* und *5* eine Veränderung vorzunehmen (Abb. 43IIb).

Die Deutung, die Roth der Blattentwicklung angedeihen läßt, ist von der irrigen Auffassung bestimmt, daß der eigentliche Scheitel der Anlage, jener Punkt also, der sonst der Spitze des Gesamtblattes

entspricht, der Scheitel S_1 sei. Wäre dem so, dann müßte der aus der Tätigkeit des Scheitels S_2 sich herleitende, in Stiel und Spreite gegliederte Blattabschnitt allerdings als eine Neubildung betrachtet werden, für die sich im Bau anderer Dikotylenblätter keine Entsprechung findet. Als Parallelbeispiele kämen nur die Blätter der schon erwähnten Monokotyledonen in Betracht. Für diese aber hat Troll (1955) inzwischen erneut nachgewiesen, daß sie sich vom Regelfall nicht grundsätzlich, sondern nur darin unterscheiden, daß sich das Unterblatt

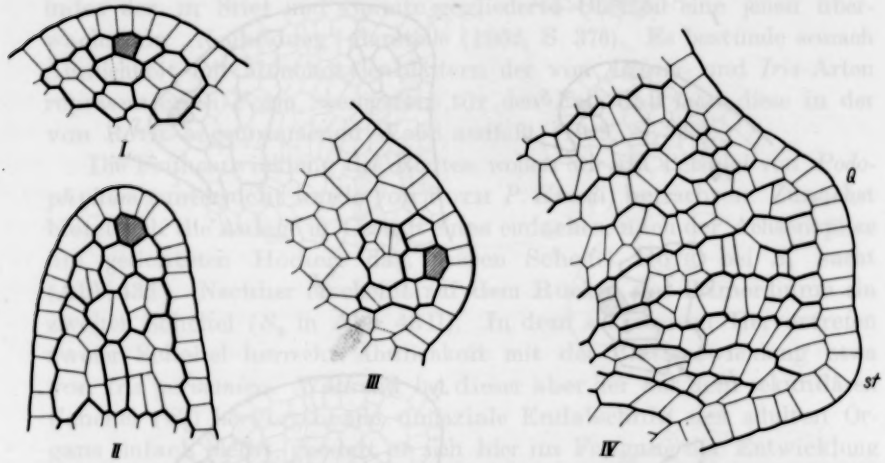


Abb. 44. *I—III Podophyllum Emodi. I, II* Blattspitze (sekundärer Scheitel) einer jungen und älteren Blattanlage im medianen Längsschnitt. *III* Schildauswuchs der Spreite am Beginn seiner Entwicklung, im medianen Längsschnitt. Randzellen schraffiert, Segmentgrenzen verstärkt. *IV Diphylleia cymosa.* Stielprimordium mit den für die Bildung von Schildauswuchses (*Q*) und Stipelanlage (*st*) bestimmten Querzonen. Antiklinale Zellreihen des Rundungsmeristems durch stärkere Linien voneinander abgegrenzt. Nach Roth (in *IV* unten Linienverstärkung ergänzt).

proleptisch entwickelt, oder anders ausgedrückt: daß die Anlegung des Oberblattes verspätet einsetzt. Auch darin weichen diese Blätter ab, daß die Anlagen anfangs die akrovergente Orientierung vermissen lassen. Wegen der Einzelheiten vergleiche man die einschlägigen Ausführungen Trolls (1955, S. 541ff.). Was für jene Monokotylenblätter gilt, trifft auch auf die Blätter des „*Podophyllum*-Typs" zu, zumal deren Oberteil an seiner Basis, d. h. in der Stielregion, ebenfalls unifazial gebaut ist.

Wir kommen somit zu dem Resultat, daß die eigentliche Blattspitze bei Scheitel S_2 zu suchen ist. Scheitel S_1 erscheint nur vorübergehend als Spitze des Gesamtorgans. Man kann deshalb auch nicht wohl von hyponastischem Wachstum der Primordien sprechen, wenigstens nicht in dem von Roth (1952, S. 364 und S. 372) gemeinten Sinn. Im Gegenteil: diese Blattorgane sind gerade durch das Fehlen der ja auch für

die Akrovergenz der Anlagen verantwortlich zu machenden Anfangshyponastie ausgezeichnet. Davon abgesehen besteht, wenn man noch die Prolepsis des Unterblattes mit in Anschlag bringt, kein grundsätzlicher Unterschied zu anderen Dikotylenblättern, auch nicht zu denen der von ROTH (1952, S. 372) zum Vergleich herangezogenen *Nymphaea mexicana*. Davon mag man sich an Hand von Abb. 45III überzeugen, dem Medianschnitt durch ein älteres Blattprimordium der genannten *Nymphaea*-Art. Es gleicht einem ent-

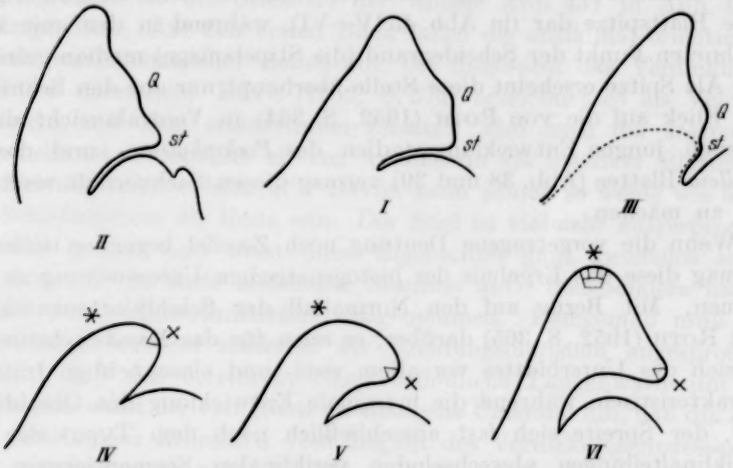


Abb. 45. *I, II Diphylleia cymosa*, jüngere und ältere Blattanlage im medianen Längsschnitt. III *Nymphaea mexicana*, Blattanlage im medianen Längsschnitt. *IV—VI* schematische Figuren zur Erläuterung der Blattentwicklung des *Podophyllum*- und des *Diphylleia*-Blattes. *Q* Querzone des Spreitenrandes; *st* Stipelanlage. Epidermis in *IV—VI* nicht berücksichtigt. Sonstige Erklärungen s. Text. *I—III* nach ROTH *III* (erweitert).

sprechenden Entwicklungsstadium des *Diphylleia*-Blattes (Abb. 45I) so sehr, daß es schwer fiele, einen Unterschied herauszufinden. Hier wie dort ist die Anlage in Unter- und Oberblatt gegliedert, an welch letzterem sich mit dem Hervortreten des der Peltation zugrunde liegenden Querwulstes bereits die Differenzierung in Stiel und Spreite vollzogen hat. Nur im Entwicklungsmodus weichen die beiderlei Anlagen voneinander ab, dies namentlich insofern, als bei *Nymphaea* das Unterblatt nicht die für *Podophyllum* und *Diphylleia* charakteristische Prolepsis zeigt. Angenommen aber, dem wäre so, dann wiese das Primordium anfangs auf dem Medianschnitt die in Abb. 45III mit der unterbrochenen Linie angedeutete Umrißform auf. Auch aus diesem Vergleich ist zu entnehmen, daß der sog. primäre Scheitel des *Podophyllum*- bzw. des *Diphylleia*-Blattes mit dem medianen Bereich des Scheidenrandes identisch ist.

Die im bisherigen Gang unserer Darstellung gewonnene Einsicht in die Typologie der Blätter von *Podophyllum* und *Diphylleia* ist in den als Medianschnitte zu verstehenden schematischen Figuren Abb. 45 IV bis VI zusammengefaßt. Sie bringen insbesondere die Prolepsis des Unterblattes bzw. die verspätete Anlegung des Oberblattes zum Ausdruck, das, nachdem das Unterblatt bereits beträchtliche Ausmaße erreicht hat, aus dem Rücken des Primordiums nachträglich hervorwächst, um das bis dahin Versäumte durch beschleunigte Entwicklung bald nachzuholen. Der sog. sekundäre Scheitel stellt also die eigentliche Blattspitze dar (in Abb. 45 IV—VI), während in dem mit x bezeichneten Punkt der Scheidenrand (die Stipelanlage) median getroffen ist. Als Spitze erscheint diese Stelle überhaupt nur auf den Schnitten. Ein Blick auf die von Roth (1952, S. 364) in Ventralansicht dargebotenen jungen Entwicklungsstadien des *Podophyllum*- und des *Diphylleia*-Blattes (Abb. 38 und 39) vermag diesen Sachverhalt verständlich zu machen.

Wenn die vorgetragene Deutung noch Zweifel begegnen sollte, so vermag diese das Ergebnis der histogenetischen Untersuchung zu zerstreuen. Mit Bezug auf den Normalfall der Schildblattentwicklung sagt Roth (1952, S. 365) darüber, es seien für das Randwachstum im Bereich des Unterblattes vor allem zwei- und einschneidige Initialen charakteristisch, während die marginale Entwicklung des Oberblattes bzw. der Spreite sich fast ausschließlich nach dem Typus der mit Antiklinalteilungen abwechselnden periklinalen Segmentierung vollziehe. Nun haben wir gehört, daß das Randwachstum der Blätter von *Podophyllum* und *Diphylleia* im Bereich des sog. primären Scheitels mittels zweischneidiger Initialen, im sekundären Scheitel dagegen nach dem Peri-Antiklinal-Typus erfolgt. Auch hierin also bekundet der primäre Scheitel Unterblattnatur. Roths eigene Befunde bestätigen demnach die hier vertretene Interpretation. Man müßte den tatsächlichen Verhältnissen schon einen recht erheblichen Zwang antun, wollte man hiernach noch länger an der Auffassung festhalten, der primäre Scheitel bezeichne die Lage der eigentlichen Blattspitze.

Werfen wir nun noch einen Blick auf das Oberblatt, sonderlich auf das zur Stielentwicklung in Beziehung stehende Zustandekommen der Peltation. Ausgegangen sei von Abb. 45 I, einem Jugendstadium des *Diphylleia*-Blattes, dessen Oberteil auf der adaxialen Seite wulstartig vorspringt. Roth (1952, S. 373) spricht auch hier wieder lediglich vom „Ventralwulst". Tatsächlich aber handelt es sich um das Stielprimordium. Von Spreite und Blattgrund grenzt es sich durch je eine Querzone ab, deren obere den Schildauswuchs liefern wird, während die untere für die Stipelbildung bestimmt ist. Auf dem etwas älteren Stadium Abb. 45 II hat diese auch bereits begonnen. Das Randwachstum wird dabei, nachdem die zunächst zweischneidig arbeitenden

Marginalzellen zu einschneidiger Segmentierung übergegangen sind, in der für Stipeln weithin kennzeichnenden Weise in die Epidermis verlegt (Roth 1952, S. 374). Die den Schildauswuchs aufbauenden subepidermalen Randzellen entstehen wenig später. In Abb. 44III *(Podophyllum)* haben sie ihre Tätigkeit bereits aufgenommen, die bezeichnenderweise nach dem Peri-Antiklinal-Typus vonstatten geht. Handelt es sich bei dem in den Bereich des Schildauswuchses fallenden Randabschnitt ja um einen Teil des Spreitenrandes.

Vergrößert ist die Stielzone der Anlage Abb. 45I in Abb. 44IV wiedergegeben. Auf den ersten Blick fallen die antiklinal orientierten Reihen meristematischer Zellen auf, die insgesamt das Verdickungsmeristem darstellen. Roth (1952, S. 373) bezeichnet es als Ventralmeristem, mit dem erläuternden Zusatz: „also auch der sekundäre Auswuchs ist — obwohl er von vornherein als massiver Blatteil in Erscheinung tritt — bifazial". Davon kann jedoch so wenig wie sonst bei Schildblättern die Rede sein. Der Stiel ist vielmehr ausgesprochen unifazial gebaut und weist diese Eigenschaft ganz zweifellos schon auf dem hier in Rede stehenden Stadium auf. Insbesondere hat er bereits runde Querschnittsform angenommen. Demgemäß muß das Verdickungsmeristem näherhin als Rundungsmeristem angesprochen werden. Auf das bereits in Gang befindliche Längenwachstum der Stielregion weist der von Roth übergangene Umstand hin, daß die Zahl der antiklinalen Zellreihen vom Beginn des Verdickungsprozesses an sich auswärts stark vermehrt hat (von 7 auf 14).

Nunmehr sind wir auch für ein abschließendes Urteil über Roths Auffassung vorbereitet, es verhielten sich die Blattorgane des von ihr so genannten *Podophyllum*-Typs „völlig abweichend vom normalen Bauplan", d. h. von jenem Bauplan, der der Gestaltung der Blätter, insonderheit auch der Schildblätter, sonst allgemein zugrunde liegt. Roth betrachtet ja den in Stiel und Spreite gegliederten Endabschnitt des Blattes hier als eine mit dem Oberteil anderer Blätter nicht homologisierbare Neubildung, die als Produkt eines sekundären Scheitels die in den primären Scheitel verlegte Spitze des Gesamtblattes übergipfeln soll. Diese Deutung muß als eine auf falsch verstandenen entwicklungsgeschichtlichen Daten aufgebaute Fehlkonstruktion abgelehnt werden. Interpretiert man die Entwicklungsgeschichte nach den Gesichtspunkten eines exakt durchgeführten Vergleiches, so ordnet sich auch das Verhalten dieser Blattorgane zwanglos der von der klassischen Theorie vertretenen Auffassung ein.

Literatur.

Bouygues, H.: Structure, origine et développement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones. Actes Soc. Linn. Bordeaux 57, 41 (1902). — Buchenau, F.: Monographia Juncacearum. Leipzig 1890. — Deinega, V.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und

der Anlage der Gefäßbündel. Flora (Marburg) **85**, 439 (1898). — Duchartre, P. E.: Eléments de Botanique. Paris 1867. — Eichler, A. W.: Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes. Marburg 1861. — Goebel, K.: Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., 1. Teil. Jena 1913. — Lampa, E.: Untersuchungen über einige Blattformen der Liliaceen. Österr. bot. Z. **50**, 421 (1900). — Lindman, C. A. M.: Morphologie und Biologie einiger Blätter und belaubter Sprosse. Bihang Sv. vet. Akad. Hdl. **25**, Afd. III, Nr 4 (1899). — Ross, H.: Anatomia comparata delle foglie delle Iridee. Malpighia **6**, 90 (1889/90). — Roth, I.: Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular- und Ligularbildungen. Planta (Berl.) **37**, 299 (1949). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schildblätter. Planta (Berl.) **40**, 350 (1952). — Zur Entwicklungsgeschichte und Histogenese der Schlauchblätter von Nepenthes. Planta (Berl.) **42**, 177 (1953). — Entwicklungsgeschichtliche und histogenetische Studien an Sarracenia-Schlauchblättern. Planta (Berl.) **43**, 133 (1953a). — Schrödinger, R.: Das Laubblatt der Ranunculaceen. Abh. zool.-bot. Ges. Wien **8**, H. 2 (1914). — Troll, W.: Über Diplophyllie und verwandte Erscheinungen in der Blattbildung. Planta (Berl.) **15**, 355 (1931). — Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta (Berl.) **17**, 153 (1932). — Über die Blattbildung der Ophioglossaceen, insbesondere von Ophioglossum. Planta (Berl.) **19**, 547 (1933). — Über den Bau der Rhachis und seinen Einfluß auf die Spreitenbildung von Fiederblättern. Planta (Berl.) **22**, 80 (1934). — Über die binsenähnlichen Blattformen der Umbelliferen. Planta (Berl.). **23**, 1 (1934a). — Vergleichende Morphologie der Fiederblätter. Nova Acta Leopoldina, N. F. **2**, H. 4 (1935). — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, Teil 2. Berlin 1939. — Die Urbildlichkeit der organischen Gestaltung und Goethes Prinzip der „variablen Proportionen". Experientia (Basel) **5**, 491 (1949). — Die Stiel-Spreiten-Relation als Ausdruck des Prinzips der variablen Proportionen. Naturwiss. **36**, 333 (1949a). — Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Teil 1. Jena 1954. — Über den morphologischen Wert der sogenannten Vorläuferspitze von Monokotylenblättern. Beitr. Biol. Pflanz. **31**, 525 (1955). — Vuillemin, M. P.: Feuilles peltées et feuilles scyphiées dans le genre Geranium. Bull. Soc. bot. France **54**, 577 (1907). — Watari, Sh.: Anatomical studies on the vascular system in the petioles of some species of Acer, with notes on the external morphological features. J. Fac. Sci. Tokyo, Sect. III **5**, 1 (1936). — Anatomical studies on the leaves of some saxifragaceous plants, with special reference to the vascular system. J. Fac. Sci. Tokyo, Sect III **5**, 195 (1939).

Prof. Dr. W. Troll, Botanisches Institut der Universität Mainz.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Namen von Zwillingsautoren werden im Text der Verdeutlichung wegen durch „u." statt durch „und" verbunden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Fortschritte der Chemie organischer Naturstoffe. Progress in the Chemistry of Organic Natural Products. Progrès dans la chimie des substances organiques naturelles.

Herausgegeben von L. Zechmeister, California Institute of Technology, Pasadena. Zwölfter Band: Mit 15 Abbildungen. X, 550 Seiten Gr.-8°. 1955. (W)
DM 79.80, Ganzleinen DM 82.80

Inhaltsübersicht: **Tschesche, R.,** Neuere Vorstellungen auf dem Gebiete der Biosynthese der Steroide und verwandten Naturstoffe. — **Thompson, E. O. P.,** and **A. R. Thompson,** Paper Chromatography in the Study of the Structure of Peptides and Proteins. — **Slotta, K.,** Chemistry and Biochemistry of Snake Venoms. — **Beadle, G. W.,** Gene Structure and Gene Action. — **Haagen-Smit, A. J.,** Sesqui- and Diterpenes. — **Haxo, F. T.,** Some Biochemical Aspects of Fungal Carotenoids. — **Jones, E. R. H.,** and **T. G. Halsall,** Tetracyclic Triterpenes. — **Warren, F. L.,** The Pyrrolizidine Alkaloids. — **Roche, J.,** et **R. Michel,** Acides amines iodes et iodoprotéines.

SPRINGER-VERLAG / WIEN

Im Juli 1955 erschien:

Papierchromatographie in der Botanik

Bearbeitet von H. Dörfel, Würzburg, R. Hänsel, München, H. F. Linskens, Köln, B. Prijs, Basel, A. Romeike, Gatersleben, B. D. Sanwal, Zürich, H. Schweppe, Ludwigshafen/Rhein, H. Seiler, Basel, S. P. Sen, Calcutta, L. Stange, Köln, C. A. Wachtmeister, Stockholm, S. Yamatodani, Osaka, H. Zähner, Zürich. Herausgegeben von Dr. H. F. Linskens, Privatdozent am Botanischen Institut der Universität Köln. Mit 63 Textabbildungen. XII, 253 Seiten Gr.-8°. 1955 Ganzleinen DM 38.—

Inhaltsübersicht: Vorwort. **Allgemeiner Teil:** Von H. F. Linskens, Köln. Einrichtung eines papierchromatographischen Laboratoriums. Techniken. Papiere. Aufbereitung. Trocknungsanlagen und Sprüher. Auftragen und Anreicherung, Fehlerquellen. Dokumentation. Isotopentechnik. Von B. D. Sanwal, Zürich. — **Spezieller Teil:** Anorganische Kationen und Anionen. Von H. Seiler und B. Prijs, Basel. — Kohlenhydrate. Von L. Stange, Köln. — Organische Säuren. Von H. Schweppe, Ludwigshafen/Rhein. Flechtensäuren. Von C. A. Wachtmeister, Stockholm. — Proteine und ihre Bausteine. Von H. Dörfel, Würzburg. Enzyme. Von H. F. Linskens, Köln. — Nucleinsäuren und ihre Bausteine. Von H. F. Linskens, Köln. — Wirkstoffe. Wachstumsregulatoren und verwandte Stoffe. Von S. P. Sen, Calcutta. Vitamine. Von H. F. Linskens, Köln. — Hemmstoffe. Antibiotica. Von S. Yamatodani, Osaka. Welketoxine. Von H. Zähner, Zürich. — Pigmente. Strukturgebundene Farbstoffe. Von H. F. Linskens, Köln. Zellsaftlösliche Pigmente. Von R. Hänsel, München. — Phenole. Von H. F. Linskens, Köln. — Alkaloide. Von A. Romeike, Gatersleben, Kr. Aschersleben. — **Sachverzeichnis.** — Jeder Beitrag enthält ein Literaturverzeichnis.

Die papierchromatograpische Methode bietet auf Grund ihres relativ geringen apparativen Aufwandes, des zu erzielenden hohen Trenneffektes und der zur Analyse benötigten geringen Substanzmengen neue Aspekte für die biochemische Arbeit im biologischen Laboratorium. Zahlreiche Probleme der Stoffwechsel- und Entwicklungsphysiologie können nunmehr bearbeitet werden, denen infolge des geringen zur Verfügung stehenden Ausgangsmaterials bislang eine experimentelle Untersuchung verschlossen war. Seit Consden, Gordon und Martin im Jahre 1944 die ersten brauchbaren Papierchromatogramme gewannen, ist die Methode für zahlreiche andere biologisch wichtige Stoffgruppen ausgearbeitet worden. Diese methodischen Arbeiten sind sehr zerstreut und nicht immer leicht zugänglich. Es wird daher mit sachkundigen Bearbeitern versucht, die brauchbarsten und erprobtesten Arbeitsverfahren für die Untersuchung von pflanzlichem Material zusammenzustellen. Dabei wird besonderer Wert gelegt auf die Aufarbeitungsverfahren, von denen die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse und die Schärfe der Tremung weitgehend abhängig ist. Der Nachdruck liegt auf der ins Detail gehenden Darstellung der Arbeitsbedingungen, unter besonderer Berücksichtigung der Fehlerquellen und der Nachweisgrenzen. Die Beschreibung der Arbeitsverfahren ist so angelegt, daß ein Nacharbeiten möglich ist, ohne die Originalliteratur zu Hilfe nehmen zu müssen. Dies macht das Werk besonders geeignet auch zur Verwendung bei der Unterrichtung fortgeschrittener Studierender und zur Einarbeitung in die papierchromatographischen Methoden der in Deutschland noch selten bearbeiteten Stoffgruppen. So finden sich erstmals geschlossene Darstellungen der papierchromatographischen Trennmethoden für Anorganika, organische Säuren, Wuchsstoffe, Vitamine, Antibiotica, Alkaloide, Phenole und biologisch wichtige Farbstoffe.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegt ein Prospekt des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, und ein Prospekt des Springer-Verlages, Wien, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.